Observations sur le cycle biologique de l'Ascaride *Polydelphis quadrangularis* (Schneider, 1866) parasite du serpent crotale

par Paulo ARAUJO

Département de Parasitologie, Institut de Sciences Biomédicales,
Université de São Paulo, São Paulo, Brésil

Résumé

Polydelphis quadrangularis est un ascaride parasite commun du serpent crotale (*Crotalus durissus terrificus*) au Brésil.

Les larves de cet ascaride, lorsque situées dans la coque des œufs, comme celles d'autres ascarides parasites de serpents (*Ophidascaris sprenti* et *Hexametra quadricornis*), se trouvent déjà au 3^e stade évolutif aux environs du 7^e jour d'incubation dans des « cultures » d'œufs maintenues à $\pm 20^{\circ}\text{C}$.

Dans des souris de laboratoire infestées expérimentalement, les larves du 3^e stade se dirigent vers le foie où elles arrivent au 3^e jour après l'infestation. Dans cet organe elles restent, comme larves du 3^e stade, encapsulée (depuis le 20^e jour d'infestation), en situation sous-capsulaire, jusqu'à leur transfert dans l'hôte définitif (serpent). A partir du 15^e jour après l'infestation dans des souris, il est possible d'effectuer la distinction sexuelle des larves au 3^e stade par la morphologie et la situation de l'ébauche génitale. Chez les souris, les larves atteignent le maximum du développement, y compris celui de l'ébauche génitale, aux environs de 173 jours après l'infestation.

Les larves du troisième stade se sont montrées infestantes pour des serpents à partir du 28^e jour après l'infestation préalable dans des souris, l'optimum du temps de cette infestation se trouvant autour du 173^e jour après l'infestation. Le développement

subséquent des larves du troisième stade dans des serpents est directement proportionnel au temps d'infestation préalable de ces larves chez des souris. Lorsque cette infestation préalable n'est pas suffisamment longue (28, 52 et 78 jours), les larves, dans l'hôte définitif (serpent), ou bien s'encapsulent dans la muqueuse de l'estomac, ou bien elles émigrent vers la cavité générale où elles restent pendant un certain temps, enroulées (non encapsulées) sous la membrane séreuse, pour revenir après dans la lumière du tube digestif afin de continuer leur développement. Lors de cette émigration, les larves, fréquemment, produisent des ulcères dans la muqueuse du tube digestif des serpents. Par contre, après un temps d'infestation préalable suffisamment long dans des souris (173 jours), les larves, lorsque transmises à des serpents, n'émigrent probablement pas vers la cavité générale et, en conséquence, ne provoquent pas d'ulcères dans la muqueuse du tube digestif des serpents, atteignant ainsi, rapidement, le stade adulte. Les considérations ci-dessus peuvent, fort probablement, expliquer pourquoi certains serpents, infestés naturellement par des ascarides, présentent des ulcères ou encore des réactions cicatricielles dans le tube digestif tandis que d'autres serpents, également infestés, ne les présentent pas.

A la suite d'un temps d'infestation préalable insuffisant chez des souris (28, 52 et 78 jours), la troisième mue des larves peut se réaliser lorsqu'elles sont localisées dans l'estomac aussi bien que dans la sous-séreuse de la cavité générale des serpents. D'un autre côté, après un temps d'infestation préalable assez long chez des souris (173 jours), la troisième mue se réalise, probablement, lorsque les larves se trouvent dans la lumière du tube digestif des serpents.

La quatrième mue a toujours été observée chez des larves localisées dans la lumière du tube digestif des serpents.

Des vers adultes immatures ont été obtenus dans un serpent expérimentalement infesté, après 154 jours d'infestation (+ 78 jours d'infestation chez la souris, soit 232 jours au total), aussi bien qu'à partir du 75^e jour d'infestation dans des serpents (+ 173 jours d'infestation chez des souris, soit au total 248 jours d'infestation). La phase de ver adulte immature a été donc obtenue après un temps d'infestation (chez des souris et des serpents) totalisant dans le premier cas, 232 jours et dans le second, 248 jours, c'est-à-dire autour de 240 jours après l'infestation.

Des vers adultes mûrs ont été trouvés chez des serpents à partir d'un temps d'infestation totalisant 325 jours (173 jours dans la souris + 152 jours dans le serpent). Néanmoins, pour que la longueur des vers adultes mûrs obtenus expérimentalement soit comparable à celle des vers trouvés dans des serpents infestés naturellement, il a fallu un temps d'infestation totalisant 539 jours, c'est-à-dire 173 jours dans la souris, plus 366 jours chez le serpent.

Summary

Polydelphis quadrangularis is a parasitic ascarid usually found in the rattlesnake (*Crotalus durissus terrificus*) of Brazil.

The larvae of this ascarid when in the eggs shells, as those of other parasitic ascarids of snakes (*Ophidascaris sprenti* and *Hexametra quadricornis*) are already in the third-stage around the 7th day of incubation in « cultures » maintained at $\pm 25^{\circ}\text{C}$.

In the experimentally infected laboratory mice, the third-stage larvae reach the liver, where they arrive at the 3th day of infection. In this organ, the larvae remain as third-stage larvae, capsulated (since the 20th day after infection) and remain in the subcapsulated part of the liver till they are transferred to the definitive host (snake). From the 15th day on, after infection in mice, it is possible to differentiate the third-stage larvae into male and female, following the morphology and the location of the genital rudiment. When in mice, the larvae, achieve to the maximum development, including the development of the genital rudiment, around the 173th day after infection.

The third-stage larvae showed infectant to snakes from the 28th day after the previous infection in mice. The optimum time of this infection was found to be around the 173th day after infection. The subsequent development of the third-stage larvae in snakes is directly proportional to the time of the previous infection of those larvae in mice. When this previous infection is not sufficiently long (28, 52 and 78 days) the larvae in the definitive host (snake), remain capsulated in the stomach mucosa or migrate to the general cavity, where they stay a certain time coiled (but not capsulated) under the serous membrane and coming back later to the lumen of the digestive tube, and then follow his own development. During this migration, the larvae frequently ulcerate the mucosa of digestive tube of the snakes. By other side, after a certain time of previous infection sufficiently long in mice (173 days) the larvae, when transferred to snakes, the worms probably do not migrate to the general cavity, and, consequently do not ulcerate the mucosa of the digestive tube of the snakes: so reaching very soon the adult stage. The considerations above may probably explain why some snakes, naturally infected by ascarids show ulcers of cicatricial reactions in the intestinal tube and, other snakes, equally infected, do not show this reactions and ulcers.

After a insufficient time of previous infection in mice (28, 52 and 78 days) the third moult of the larvae may be done when they are localised as in the stomach as in the sub-serosa membrane of the general cavity of snakes. By other side, after a certain time sufficiently long in mice (173 days), the third moult is done pro-

bably when the larvae are in the lumen of intestinal tube of the snakes.

The fourth moult was always observed in larvae localised in the lumen of the intestinal tube of snakes.

Adult but not mature worms were obtained from one experimentally infected snake, 154 days after infection (plus 78 days after infection in mice, or a total of 232 days after infection) as also from the 75th day after infection in snakes (plus 173 days after infection in mice, or a total of 248 days after infection).

But in the order that the length of the worms obtained in the experimentally infected snakes may be comparable to the length of the worms found in the naturally infected snakes, it was necessary a total time of infection of 539 days which is 173 days in the mouse, plus 366 days in the snake.

L'ascaride *Polydelphis quadrangularis* a été décrit sous le nom d'*Ascaris quadrangularis* par Schneider (1866), à partir de vers trouvés dans un serpent *Crotalus* sp. du Brésil. Selon Schneider, ces vers possédaient des interlèvres et l'utérus des femelles était ramifié en quatre branches. Plus tard, Geddoelst (1916) a substitué cette dénomination par *Ascaris (Polydelphis) quadrangularis*. Quelque temps après, plusieurs auteurs (Baylis, 1921, Yorke & Maplestone, 1926, Hartwich, 1957), ont mis l'espèce en synonymie de *Polydelphis quadricornis* (Wedl, 1861), qui, selon Baylis (1921), ne possède pas d'interlèvres et dont les femelles présentent un utérus à six branches.

Récemment, étudiant les ascarides parasites du serpent *Crotalus durissus terrificus*, nous avons eu l'occasion de trouver des vers ayant les caractères donnés par Schneider (1866), pour *Ascaris quadrangularis*, c'est-à-dire, garnis d'interlèvres, avec les femelles possédant un utérus à quatre branches. Grâce à ce matériel, nous avons pu décrire à nouveau et revalider l'espèce de Schneider (Araujo, 1969).

En corrélation avec le travail ci-dessus, nous avons étudié le cycle biologique de *P. quadrangularis* bouclé en utilisant la souris de laboratoire comme hôte intermédiaire.

En employant également la souris de laboratoire comme hôte intermédiaire, des observations concernant le cycle des espèces du genre *Polydelphis* Dujardin 1845, ont été faites par Ortlepp (1922) et par Kutzer & Lamina (1965) avec l'espèce *P. attenuata* (Molin, 1858), et par Sprent (1970 *b*) avec l'espèce *P. amoura* Dujardin, 1845.

Ortlepp (1922) a obtenu le développement de larves de *P. attenuata* dans le foie et dans les poumons de souris.

Kutzer & Lamina (1965), infestant expérimentalement des souris avec des œufs de *P. attenuata*, ont trouvé dans ces animaux des larves encapsulées sous les membranes séreuses de l'intestin, du foie et des poumons. Après avoir obligé un serpent *Boa* à ingérer une souris infestée, ils ont obtenu, 53 jours après l'infestation, des larves de *P. attenuata* au troisième et au quatrième stades évolutifs.

Sprent (1970 *b*), à partir de larves de *P. anoura* développées dans la sous-séreuse intestinale de souris, a obtenu, chez des serpents appartenant aux genres *Morelia* et *Liasis*, des vers adultes immatures à partir du 183^e jour d'infestation, et des vers mûrs, 386 jours après l'infestation.

Considérant que l'espèce *P. quadrangularis* se distingue des autres espèces du genre, par l'existence d'interlèvres chez les adultes, et de certains détails morphologiques différents chez les larves qui se comportent aussi de façon particulière dans la souris, il nous a semblé intéressant de publier nos résultats.

Matériel et méthodes.

« CULTURES » D'ŒUFS. — Nous avons fait des « cultures » d'œufs de *P. quadrangularis* selon la technique décrite antérieurement (Araujo, 1971 *a* et 1971 *b*). Pour l'étude des larves du 1^{er}, du 2^e et du 3^e stade avant l'infestation expérimentale des souris, nous avons provoqué l'éclosion des larves par une légère compression sur les œufs entre lame et lamelle.

INFESTATION DES SOURIS. — Nous avons provoqué l'infestation de plusieurs souris de laboratoire au moyen de 100 à 1.000 œufs larvés, selon la technique décrite antérieurement (Araujo, 1970 et 1971 *b*). Pour vérifier la localisation des larves dans les souris et pour étudier leur morphologie, nous avons sacrifié des souris à intervalles variables, de 2 heures à 730 jours après l'infestation.

Nous avons recherché la présence de larves dans les divers organes de la façon suivante : *Intestin grêle (lumière)* : *a*) par un lavage intestinal à l'eau tiède ; *b*) par l'observation de la muqueuse intestinale au microscope stéréoscopique. *Intestin grêle (tissus sous-muqueux et sous-séreux)* : par l'observation au microscope de fragments intestinaux comprimés entre deux lames, après raclage des villosités intestinales avec une lame de ver. *Foie et poumons (jusqu'au 15^e jour après l'infestation)* = par tamisage des organes (tamis aux mailles de 1 mm²) et observation au microscope stéréoscopique. *Foie (à partir du 20^e jour après l'infestation)* = du 20^e au 30^e jour après l'infestation, par compression de l'organe exercée avec le doigt dans une plaque de Pétri contenant de l'eau, les larves étant ainsi libérées de leurs capsules. Après le 77^e jour d'infestation, la sortie des larves de leurs capsules par compression provoquait la rupture de la majorité des larves. Pour obtenir des larves intactes, nous avons sacrifié deux souris du même lot ; l'une était disséquée aussitôt pour localiser les larves encapsulées, l'autre était laissée à température ambiante ($\pm 25^{\circ}\text{C}$) pendant 24 heures, ce qui permettait aux larves de sortir activement de leur capsule et d'être ainsi libérées dans la cavité péritonéale.

Nous avons conservé les larves obtenues dans du formol de Railliet & Henry.

INFESTATION DES SERPENTS (*Crotalus durissus terrificus*). — Nous avons infesté les 34 serpents utilisés, après avoir constaté par deux fois, à intervalle d'une semaine, l'absence d'œufs d'ascarides dans leurs fèces.

Nous avons provoqué l'infestation des serpents en leur faisant avaler une souris infestée, ou en introduisant dans leur estomac, à l'aide d'une pince, un fragment de foie de souris contenant des larves encapsulées, au 3^e stade. Lorsque des souris vivantes étaient utilisées pour contaminer les serpents, nous les avons soumises au préalable à une laparotomie pour vérifier l'existence de larves dans leur foie.

Les larves utilisées pour l'infestation des serpents étaient demeurées dans les souris pendant un temps variable : 28, 52, 78 et 173 jours.

Après l'infestation, nous avons maintenu les serpents dans des caisses individuelles et, périodiquement, nous leur avons offert des souris de laboratoire comme alimentation.

Nous avons effectué les nécropsies et la recherche des parasites après la mort naturelle ou provoquée des serpents, dans des périodes variant de 20 à 366 jours après l'infestation.

Nous avons conservé les larves et les vers adultes obtenus dans du formol de Railliet & Henry.

Résultats.

« CULTURES » DES ŒUFS.

Dans toutes les « cultures » réalisées, la quantité des œufs sans développement ultérieur, était minime et négligeable. Après deux jours d'incubation, on trouvait dans la majorité des œufs, un embryon réniforme possédant une extrémité plus claire. Après quatre jours d'incubation, dans presque tous les œufs, il y avait une larve bien développée (fig. 1) mais dans certains, la larve était moins évoluée (fig. 2). Après cinq, six et sept jours d'incubation, les larves obtenues par éclosion artificielle, semblables aux larves d'*Hexameta quadricornis* (Wedl, 1861) que nous avons étudiées (Araujo, 1970), présentaient un décollement progressif des cuticules du premier et du deuxième stade, principalement à l'extrémité antérieure (fig. 3 à 8). Une description plus détaillée d'un tel décollement cuticulaire chez les larves récemment écloses, se trouve dans le travail que nous avons réalisé (Araujo, 1971 a) avec les larves d'*Ophidascaris sprengi* Araujo, 1970, *H. quadricornis* et *P. quadrangularis*. Dans certaines « cultures », le décollement des cuticules du premier et du deuxième stade se réalise chez les larves plus tardivement (10 à 13 jours d'incubation), selon nos observations (Araujo, 1971 a). Ainsi, il est probable que les larves situées dans la coque des œufs, vers le septième jour d'incubation, se trouvent déjà au troisième stade du développement, mais encore enveloppées par les cuticules des stades précédents.

Les larves du troisième stade (larves III), récemment écloses après 10 jours d'incubation, présentent, outre les cuticules citées ci-dessus, l'œsophage, l'anus, l'anneau nerveux et le pore excréteur bien visibles. Leurs mesures se trouvent dans le tableau I.

Avec un minimum de 15 et un maximum de 150 jours d'incubation à $\pm 25^{\circ}\text{C}$, toutes les « cultures » d'œufs se sont montrées infestantes pour la souris de laboratoire.

Tableau I

Mesures (mm) de 10 larves de *Polydelphis quadrangularis*, au 3^e stade, récemment écloses, après 10 jours d'incubation à $\pm 25^{\circ}\text{C}$

	Limites	Moyenne % (*)
Longueur du corps	0,444-0,492	0,465 —
Largeur du corps	0,015-0,018	0,017 —
Longueur de l'œsophage	0,150-0,156	0,153 32,9
Distance de l'extrémité antérieure à l'anneau nerveux-pore excréteur ...	0,078-0,084	0,079 16,9
Longueur de la queue	0,045-0,060	0,053 11,3

(*) Les pourcentages concernent la relation entre la moyenne des mesures et celle de la longueur du corps.

INFESTATION DES SOURIS.

Chez les souris infestées au moyen de 100 à 1.000 œufs larvés de *P. quadrangularis*, nous avons constaté les localisations suivantes des larves III à des périodes variant de 2 heures à 730 jours après l'infestation (tableau II) :

2 et 3 heures après l'infestation. — Larves III, actives, localisées dans l'intimité des villosités intestinales (intestin grêle), avec l'extrémité antérieure fixée contre la paroi intestinale. Dans le liquide de lavage de l'intestin grêle, nous avons trouvé quelques larves et plusieurs coques d'œufs.

6 heures après l'infestation. — Larves III, actives, entre les villosités intestinales et dans le tissu conjonctif sous-muqueux.

12 heures après l'infestation. — Nombreuses larves III, actives, dans la sous-muqueuse et dans la sous-séreuse de l'intestin grêle.

1 et 2 jours après l'infestation. — Il y avait, à la surface externe de l'intestin grêle, des zones d'hémorragie sous forme de bandes transversales. Dans ces zones, nous avons constaté la présence d'une ou de plusieurs larves III, actives, à l'intérieur des capillaires sanguins.

3 jours après l'infestation. — Pas de larves dans l'intestin grêle, mais, dans le parenchyme hépatique, il y avait plusieurs larves III.

5 jours après l'infestation. — Plusieurs larves III dans le parenchyme hépatique. Les poumons d'une souris présentaient, extérieurement, quelques zones hémorragiques. Dans cet organe, nous avons trouvé deux larves.

Fig. 1 et 2. — Larve du premier stade (fig. 1) et embryon (fig. 2) dans l'œuf, après quatre jours d'incubation à $\pm 25^{\circ}\text{C}$

Fig. 3-8. — Extrémité antérieure de larves, montrant un décollement progressif des cuticules du premier et du deuxième stades, après cinq jours (fig. 3), six jours (figs. 4 et 5) et sept jours d'incubation (figs. 6-8), les larves se trouvant au troisième stade vers le septième jour d'incubation

Fig. 9 et 10. — Extrémité antérieure de larves du troisième stade rencontrées dans des souris, après dix (fig. 9) et 173 jours d'infestation (fig. 10)

Fig. 11 et 12. — Extrémité antérieure de larves du troisième stade obtenues dans des souris, après dix (fig. 11) et 173 jours d'infestation (fig. 12), montrant un déplacement relatif vers l'avant de l'anneau nerveux, du pore excréteur et du noyau de la cellule excrétrice

Fig. 13 et 14. — Extrémité postérieure de larves du troisième stade mâle (fig. 13) et femelle (fig. 14), après 730 jours d'infestation dans une souris

Fig. 15. — Ebauche génitale femelle de larve au troisième stade trouvée dans un serpent après 140 jours d'infestation (+ 52 jours chez la souris, soit au total, 192 jours d'infestation)

7 à 10 jours après l'infestation. — Nombreuses larves III dans le parenchyme hépatique.

15 jours après l'infestation. — Nombreuses larves III (non encapsulées) dans le parenchyme et sous la capsule hépatiques.

20 à 730 jours après l'infestation. — Nombreuses larves III encapsulées sous la séreuse du foie. A partir du 77^e jour d'infestation, les capsules larvaires, contenant une ou deux larves, présentaient une membrane fibreuse et résistante ayant l'aspect de kystes (fig. 22).

Tableau II

Localisation de larves (3^e stade) de Polydelphis quadrangularis chez des souris de laboratoire, de 2 heures à 730 jours après l'infestation expérimentale par $\pm$ 1 000 œufs larvés

Temps après l'infestation	Intestin grêle			Foie	Poumons
	Lumière	Tissu conjonctif			
		sous-muqueux	sous-séreux		
Heures :					
2	+	—	—	—	—
3	+	—	—	—	—
6	+	+	—	—	—
12	—	+	+	—	—
Jours :					
1	—	—	+	—	—
2	—	—	+	—	—
3	—	—	—	+	(1)
5	—	—	—	+	(1)
7	—	—	—	+	(1)
10	—	—	—	+	(1)
15	—	—	—	+	(2)
20-730	—	—	—	+	(3)

(1) Des nombreuses larves non encapsulées dans le parenchyme hépatique.

(2) Des nombreuses larves non encapsulées dans le parenchyme hépatique et sous la capsule du foie.

(3) Des nombreuses larves encapsulées sous la capsule du foie.

(4) Seulement 2 larves.

FIG. 16. — Extrémité antérieure de larve en phase de troisième mue, provenant d'un serpent après 20 jours d'infestation (+ 52 jours d'infestation chez la souris, soit au total 72 jours d'infestation)

FIG. 17 et 18. — Ebauche génitale mâle de larves au quatrième stade, après 20 jours d'infestation (fig. 17) dans le serpent (+ 52 jours d'infestation chez la souris) et après 68 jours d'infestation (fig. 18) dans le serpent (+ 78 jours d'infestation chez la souris)

FIG. 19. — Ebauche génitale femelle (a) d'une larve au quatrième stade après 29 jours d'infestation chez le serpent (+ 78 jours d'infestation chez la souris, soit 107 jours au total) et détail de l'extrémité distale d'une des branches utérines (b)

FIG. 20. — Ebauche génitale femelle d'une larve au quatrième stade après 40 jours d'infestation chez le serpent (+ 52 jours d'infestation chez la souris, soit 192 jours au total)

FIG. 21. — Spicule d'une larve au quatrième stade trouvée dans un serpent après 82 jours d'infestation (+ 78 jours d'infestation chez la souris)

Le tableau III présente, pour des larves III rencontrées dans le foie de souris du 3° au 730° jour après l'infestation, la longueur du corps, de l'œsophage et de la queue, ainsi que la distance de l'extrémité antérieure à l'anneau nerveux-pore excréteur et à l'ébauche génitale.

La croissance des larves III dans le foie de souris a été accentuée jusqu'au 173° jour après l'infestation, devenant ensuite moins évidente jusqu'au 367° jour après l'infestation. A partir du 367° jour et jusqu'à la 2° année après l'infestation, la croissance des larves observées était pratiquement négligeable. Les mâles des exemplaires examinés se sont montrés, en général, plus petits que les femelles.

Pendant le développement des larves III, nous avons constaté que la longueur de l'œsophage et de la queue, ainsi que la distance de l'extrémité antérieure à l'anneau nerveux-pore excréteur, ont subi une diminution relative accentuée jusqu'au 20° et 30° jour après l'infestation. Cette diminution relative est devenue moins évidente du 30° au 173° jour et presque nulle du 173° au 730° jour après l'infestation. Il est intéressant de signaler que, à partir du 15° jour d'infestation, lorsqu'il était possible d'effectuer la distinction sexuelle des larves III par la morphologie et la situation de l'ébauche génitale (Araujo, 1971 *b*), l'œsophage et la queue étaient, en général, relativement plus petits chez les femelles, de même que la distance de l'extrémité antérieure à l'anneau nerveux-pore excréteur. Comme le pore excréteur se localise immédiatement en arrière de l'anneau nerveux, nous avons considéré que les distances de l'extrémité antérieure à l'anneau nerveux et au pore excréteur sont égales. Un développement apparemment maximum de l'ébauche génitale, surtout chez les femelles, a été observé au 173° jour après l'infestation.

L'extrémité antérieure des larves qui, au 10° jour après l'infestation, est cylindrique (fig. 9), prend la forme d'un tronc de cône après le 173° jour (fig. 10). Le noyau de la cellule excrétrice, toujours situé du côté gauche de la larve, se trouve au 10° jour après l'infestation, dans la moitié postérieure de l'œsophage (fig. 11), mais s'observe dans la moitié antérieure de cet organe, au 173° jour après l'infestation (fig. 12).

Dans une publication antérieure (Araujo, 1971 *b*), nous avons signalé qu'au 24° et au 30° jour après l'infestation, l'extrémité postérieure des larves III présentait un dimorphisme sexuel. Ce dimorphisme sexuel s'accroît pendant le développement des larves de telle façon que, à partir du 173° jour après l'infestation, chez les mâles, la queue est conique avec un bout pointu, tandis que chez les femelles, elle est conique avec un bout moins pointu et se montre garnie d'un mucron terminal (fig. 13 et 14).

Chez toutes les larves examinées, du 20° au 730° jour après l'infestation, prenant leur extrémité antérieure comme référence, l'ébauche génitale se trouvait chez les mâles en situation postérieure par rapport à celle des femelles (tableau III).

INFESTATION DES SERPENTS.

Le temps d'infestation chez les souris et chez les serpents, les stades évolutifs, la quantité et la longueur des larves et des vers adultes obtenus, aussi bien que leurs localisations chez les serpents, sont indiqués dans le tableau IV.

Tableau III

Mesures (mm) de larves (3^e stade) de *Polydelphis quadrangularis*, trouvées après des périodes variables d'infestation dans le foie des souris de laboratoire infestées expérimentalement

Jours après l'infestation	Limites de la longueur des larves (*) (moyenne)	Sexe	Longueur				Distance de l'extrémité antérieure				
			du corps	de l'œsophage		de la queue		à l'anneau nerveux-pore excréteur		à l'ébauche génitale	
						%	%		%		%
3	0,480-0,542 (0,513)	—	0,470	0,160	34,0	0,050	10,6	0,076	16,1	0,326	69,3
5	0,520-0,632 (0,597)	—	0,632	0,189	29,9	0,058	9,1	0,093	14,7	0,439	69,4
7	0,600-0,780 (0,687)	—	0,737	0,192	27,4	0,065	8,8	0,096	13,0	0,511	69,3
10	1,056-1,680 (1,374)	—	1,284	0,300	23,3	0,072	5,6	0,120	9,3	0,900	70,0
15	1,28-2,92 (1,964)	♂	1,896	0,360	18,9	0,080	4,2	0,132	6,9	1,380	70,4
		♀	2,280	0,384	16,8	0,074	3,2	0,120	5,2	1,584	68,4
20	2,50-5,68 (3,821)	♂	3,960	0,600	15,1	0,111	2,8	0,180	4,5	2,904	73,6
		♀	5,556	0,720	12,9	0,111	1,9	0,204	3,6	3,744	68,4
24	2,80-6,44 (4,160)	♂	3,444	0,504	14,6	0,099	2,8	0,132	3,8	2,520	73,1
		♀	6,228	0,816	13,1	0,124	1,9	0,216	3,4	4,200	67,4
30	2,90-7,32 (4,886)	♂	4,632	0,696	15,0	0,100	2,1	0,168	3,6	3,396	73,3
		♀	5,988	0,900	15,0	0,117	1,9	0,204	3,4	4,080	68,1
77	10-18 (12,3)	♂	10,820	1,110	10,2	0,108	0,9	0,340	3,1	7,660	70,7
		♀	18,280	1,600	8,7	0,120	0,6	0,420	2,2	12,360	67,6
173	9,-28 (19,8)	♂	15,360	1,400	9,1	0,096	0,6	0,280	1,6	10,160	66,1
		♀	28,860	1,940	6,7	0,115	0,4	0,360	1,2	16,758	58,0
367	15-32 (25-6)	♂	29,915	2,232	7,4	0,120	0,4	0,348	1,3	19,933	66,6
		♀	32,000	2,325	7,2	0,120	0,3	0,384	1,2	18,688	58,4
730	14-32 (27,5)	♂	23,839	1,953	8,1	0,144	0,6	0,288	1,2	15,686	65,7
		♀	31,000	2,356	7,6	0,140	0,4	0,336	1,0	19,065	61,5

(*) Mesures concernant la mensuration de 10 larves de chaque groupe, les larves étant récoltées au hasard.

Les pourcentages concernent la relation entre les mesures et la longueur du corps de la larve.

Tableau IV

Polydelphis quadrangularis : nombre, longueur et localisation des larves et des vers adultes rencontrés dans des serpents (*Crotalus durissus terrificus*) infestés expérimentalement par des larves du 3^e stade provenant de souris de laboratoire infestées au préalable, après des périodes d'infestation variables chez les serpents aussi bien que chez les souris

Serpent n°	Jours après l'in- festation chez		Larves et vers adultes rencontrés			longueur (mm)	Localisation
	la sou- ris	le ser- pent	(nombre)	stage			
1	28	32	(77)	Larves III		6,80-15,0	Enkystées dans la sous-mu- queuse de l'estomac.
2	»	»	(65)	» III		9,36-15,0	
3	52	20	(153)	» III et IV		10-13	Estomac (lumière) et sous-sé- reuse de l'estomac et du sac aérien.
4	»	40	(98)	» III		9-13	Estomac (lumière) et sous- séreuse de l'estomac et du sac aérien.
5	»	61	(26)	» III		9-17	Estomac (enkystées dans la sous-muqueuse).
6	»	111	(84) (23)	» III et IV » III et IV		12,4-23,0 11,8-23,2	Estomac (lumière). Estomac (sous-séreuse).
7	»	140	(103)	» III et IV		12,0-24,5	Estomac et intestin (lumière et sous-séreuse).
8	78	26	(25)	» IV		15-25	Œsophage et estomac (lumière).
9	»	29	(9) (73)	» III » IV		9-17 10-20	Estomac (sous-séreuse). Estomac (lumière).
10	»	34	(3)	» IV		11-20	Intestin (lumière).
11	»	41	(15)	» IV		18-29	Intestin (lumière).
12	»	51	(20) (27)	» III » IV		13-16 14-17	Estomac (sous-séreuse). Estomac et intestin (lumière).
13	»	62	(27)	» IV		17-21	Intestin (lumière).
14	»	68	(15)	» IV		22-35	Estomac et intestin (lumière).
15	»	76	(9) (7)	» III » IV		10-16 10-17	Estomac (sous-séreuse). Œsophage et estomac (lumière).
16	»	82	(37)	» IV (*)		12-31	Œsophage et estomac (lumière).
17	»	83	(33)	» IV		13-28	Estomac et intestin (lumière).
18	»	85	(63)	» IV (*)		13-30	Estomac et intestin (lumière).

Serpent n°	Jours après l'in- festation chez		Larves et vers adultes rencontrés			Localisation
	la sou- ris	le ser- pent	(nombre)	stage	longueur (mm)	
19	78	89	(66) larves	IV	17-29	Estomac et intestin (lumière).
20	»	116	(12) »	IV	14-25	Estomac et intestin (lumière).
21	»	119	(18) »	IV	19-27	Estomac et intestin (lumière).
22	»	127	(23) »	IV	11-25	Estomac et intestin (lumière).
23	»	145	(9) »	IV	16-20	Estomac et intestin (lumière).
24	»	154	(26) » (4) Adultes immatures ♂ (2) » » ♀	IV	17-22 20-24 29-38	Estomac et intestin (lumière).
25	173	75	(24) » » ♂ (26) » » ♀		23-41 40-59	Estomac et intestin (lumière) (**).
26	»	90	(3) » » ♂ (11) » » ♀		31-40 45-65	Intestin (lumière) (**).
27	»	105	(11) » » ♂ (13) » » ♀		28-37 40-59	Intestin (lumière) (**).
28	»	120	(11) » » ♂ (18) » » ♀		27-35 30-53	Estomac et intestin (lumière) (**).
29	»	152	(2) » mûrs ♂ (4) » » ♀		69-73 82-105	Intestin (lumière).
30	»	166	(9) » immatures ♂ (7) » » ♀ (2) » mûrs ♀		31-51 39-61 80-90	Intestin (lumière).
31	»	215	(3) » immatures ♂ (14) » mûrs ♂ (8) » » ♀		20-45 48-66 85-104	Estomac et intestin (lumière) (**).
32	»	246	(20) » » ♂ (10) » » ♀		65-89 103-134	Intestin (lumière) (**).
33	»	275	(6) » » ♂ (5) » » ♀		68-76 98-113	Intestin (lumière) (**).
34	»	366	(1) » immature ♂ (16) » mûrs ♂ (24) » » ♀		53 47-103 70-175	Intestin (lumière) (**).

(*) En phase de pré-4^e mue.

(**) Vers avec leur extrémité antérieure fixée dans des orifices situés dans la muqueuse.

(***) Quelques vers libres dans la lumière intestinale, d'autres avec leur extrémité antérieure fixée dans des orifices situés à la limite de l'estomac avec l'intestin.

Nous avons observé la présence d'ulcères dans l'estomac, ou dans l'intestin, ou dans ces deux organes à la fois, chez 16 des 22 serpents infestés par des larves III qui étaient restées pendant 52 et 78 jours dans des souris (larves III-52 jours-souris et larves III-78 jours-souris). Les serpents infestés par des larves III-28 jours-souris et par des larves III-173 jours-souris n'ont pas présenté d'ulcères, ni dans l'estomac, ni dans l'intestin.

Chez les 2 serpents infestés par des larves III-28 jours-souris, après 32 jours d'infestation, nous avons trouvé seulement des larves III encapsulées dans la sous-muqueuse gastrique (tableau IV).

Chez les 5 serpents infestés par des larves III-52 jours-souris, l'un, après 61 jours d'infestation, présentait des larves III encapsulées dans la sous-muqueuse gastrique ; chez les 4 autres serpents, nous avons constaté la présence de larves III ou III et IV localisées dans la lumière du tube digestif et dans la sous-séreuse de l'estomac ; chez 2 de ces serpents, il y avait aussi des larves III dans la sous-séreuse du sac aérien (tableau IV).

Chez les 17 serpents infestés par des larves III-78 jours-souris, nous avons rencontré des larves III et IV à trois reprises (29, 51 et 76 jours-serpent) ; des larves IV, à treize reprises (26, 34, 41, 62, 68, 82, 83, 85, 89, 116, 119, 127 et 145 jours-serpent) ; des larves IV et des vers adultes immatures (mâles et femelles), une seule fois (154 jours-serpent). Les larves III étaient toujours localisées dans la sous-séreuse de l'estomac, tandis que les larves IV et les vers adultes immatures se trouvaient dans la lumière du tube digestif (œsophage, estomac et portion initiale de l'intestin).

Des dix serpents infestés par des larves III-173 jours-souris, quatre serpents sacrifiés 75, 90, 105 et 120 jours après l'infestation, présentaient des vers adultes immatures ; trois serpents sacrifiés 166, 215 et 366 jours après l'infestation, contenaient des vers adultes immatures et mûrs ; les trois serpents restants, sacrifiés 152, 246 et 275 jours après l'infestation, avaient seulement des vers adultes mûrs. Chez le serpent sacrifié après 366 jours d'infestation, il y avait une femelle adulte immature avec les vers adultes mûrs (mâles et femelles). Nous avons considéré femelles adultes immatures, celles qui n'avaient pas d'œufs dans l'utérus ; adultes mûres, celles qui avaient des œufs (fertiles ou non) dans l'utérus et qui effectuaient leur ponte *in vitro*. Nous avons considéré mâles adultes immatures, ceux qui se trouvaient avec des femelles adultes immatures ou avec des femelles adultes mûres qui ne pondaient pas d'œufs fertiles ; mâles adultes mûrs, ceux qui se trouvaient avec des femelles qui pondaient des œufs fertiles. Chez trois des dix serpents cités ci-dessus, les vers étaient localisés dans la lumière de l'estomac et de l'intestin et chez les sept serpents restants, seulement dans la lumière de l'intestin. Chez sept des dix serpents, les vers se trouvaient groupés avec l'extrémité antérieure introduite dans des orifices localisés, soit dans l'estomac, soit dans l'intestin. Chez deux autres serpents, les vers étaient libres dans la lumière de l'intestin. Chez un serpent sacrifié après 366 jours d'infestation, plusieurs vers se trouvaient libres dans la lumière intestinale, près de l'estomac, certains ayant l'extrémité antérieure placée dans un orifice situé à la limite de l'intestin avec l'estomac.

TABLEAU V.

Polydelphis quadrangularis. — Phases évolutives de vers rencontrés après des périodes voisines d'infestation dans des serpents infestés expérimentalement, en relation avec des périodes variables après l'infestation préalable des larves du 3^e stade chez des souris de laboratoire

Jours après l'infestation chez		Phases évolutives des vers trouvés chez le serpent
le serpent	la souris	
76	78	Larves du 3 ^e et du 4 ^e stades. Adultes immatures.
75	173	
140	52	Larves du 3 ^e et du 4 ^e stades. » » 4 ^e stade.
145	78	
154	78	» » 4 ^e » et adultes immatures. Adultes mûrs.
152	173	

En examinant les tableaux IV et V, on constate que, après des périodes d'infestation pratiquement égales chez les serpents (jours-serpent), le comportement des larves dans ces hôtes variait selon le temps de permanence préalable des larves III chez les souris (jours-souris).

Ainsi, après 75-76 jours-serpent, certaines des larves III-78 jours-souris ont atteint le quatrième stade évolutif, tandis que des larves III-173 jours-souris se sont transformées en adultes immatures (tableau V).

Après 140-145 jours-serpent, seulement quelques larves III-52 jours-souris se sont transformées en larves IV, tandis que toutes les larves III-78 jours-souris, ont atteint le quatrième stade évolutif (tableau V).

Pour des périodes d'infestation très proches du cas ci-dessus, c'est-à-dire, après 152-154 jours-serpent, on vérifie que les larves III-78 jours-souris, se sont transformées en larves IV et en adultes immatures ; d'un autre côté, les larves III-173 jours-souris, ont atteint la phase de vers adultes mûrs (tableau V).

On vérifie aussi par le tableau IV, que l'enkystement des larves III dans la muqueuse de l'estomac a été observé seulement chez les deux serpents après 32 jours d'infestation par des larves III-28 jours-souris et chez un serpent après 61 jours d'infestation par des larves III-52 jours-souris.

Nous avons trouvé des larves III et IV (non encapsulées) dans la sous-séreuse du tube digestif des serpents infestés par des larves III-52 jours-souris, jusqu'au 140^e jour après l'infestation. Les serpents infestés par des larves III-78 jours-souris, ont montré des larves III localisées dans la sous-séreuse de l'estomac, seulement jusqu'au 76^e jour après l'infestation.

Chez les dix serpents infestés par des larves III-173 jours-souris, nous avons trouvé, à partir du 75^e jour après l'infestation, des vers adultes immatures ou mûrs, localisés dans la lumière de l'estomac, ou de l'intestin, ou de ces deux organes à la fois.

Alimentation des serpents. — Presque tous les serpents infestés se sont nourris en avalant des souris de laboratoire, plus ou moins régulièrement, durant la période d'infestation ; seulement 2 serpents (n^{os} 8 et 12, tableau IV) ne se sont pas alimentés pendant cette période (26 et 51 jours, respectivement). Chez le serpent n^o 8, 26 jours après l'infestation, nous avons trouvé des larves IV et chez le serpent n^o 12, 51 jours après l'infestation, des larves III et IV. De tels résultats sont à peu près semblables à ceux obtenus chez les serpents qui se sont nourris pendant la période d'infestation.

Les dix serpents infestés par des larves III-173 jours-souris, se sont alimentés plus régulièrement (en général une souris par semaine) que les serpents infestés par des larves III-28, 52 et 78 jours-souris. Parmi les dix serpents cités ci-dessus, certains ont rejeté la souris deux à trois jours après l'ingestion. Le serpent n^o 28, sacrifié 120 jours après l'infestation, est resté sans s'alimenter pendant les 55 premiers jours suivant l'infestation ; après avoir été alimenté par un morceau de viande de bœuf que nous avons introduit dans son estomac, il a régulièrement avalé une souris par semaine, jusqu'à la fin de la période d'observation.

Larves du troisième stade. — Les larves III-32 jours-serpent, provenant de larves III-28 jours-souris, aussi bien que les larves III-20 jours-serpent, originaires de larves III-52 jours-souris et les larves III-29 jours-serpent, provenant de larves III-78 jours-souris, outre l'augmentation de leur longueur vis-à-vis de celle des larves III-30 jours-souris, n'ont pas montré de modifications morphologiques, même en ce qui concerne l'ébauche génitale mâle ou femelle.

Chez les larves III-140 jours-serpent, provenant de larves III-52 jours-souris, nous avons noté, en plus de la croissance de la larve, des modifications morphologiques en ce qui concerne l'ébauche génitale, représentées par un allongement des futures branches utérines (fig. 15). La queue, dans les deux sexes, présentait un aspect semblable à celui de la queue des larves III lorsque localisées dans des souris après deux ans d'infestation (fig. 13 et 14).

Troisième mue. — Chez des serpents infestés par des larves III-52 jours-souris, nous avons fait les observations suivantes : a) Chez un serpent, 20 jours après l'infestation, nous avons trouvé des larves III et IV, localisées librement dans la lumière de l'estomac et enroulées dans la sous-séreuse de l'estomac et du sac aérien ; certaines de ces larves se trouvaient en phase de troisième mue (fig. 16). b) Chez un second serpent, 40 jours après l'infestation, nous avons relevé seulement des larves III dans la lumière de l'estomac et dans la sous-séreuse de l'estomac et du sac aérien. c) Chez un troisième serpent, 111 jours après l'infestation, il y avait des larves III et IV localisées, soit dans la lumière de l'estomac, soit dans la sous-séreuse gastrique.

D'après ces résultats, nous pouvons supposer que, chez les serpents infestés par des larves III-52 jours-souris, la troisième mue des larves se réalise lorsqu'elles sont loca-

lisées dans l'estomac aussi bien que dans la sous-séreuse de la cavité générale des serpents.

D'un autre côté, chez les serpents infestés par des larves III-78 jours-souris, nous avons trouvé des larves III seulement dans la sous-séreuse de la cavité générale et des larves IV, dans la lumière du tube digestif. Comme nous n'avons pas observé de larve III en phase de troisième mue, nous ne pouvons rien rapporter ici à ce sujet.

En analysant le tableau IV, nous nous sommes aperçu que la réalisation de la troisième mue est probablement en relation avec le temps de permanence préalable des larves III chez la souris, c'est-à-dire, d'autant plus court est ce temps, d'autant plus tardivement se réalise la troisième mue chez les larves localisées dans les serpents. Ainsi, des larves III-28 jours-souris, après 32 jours d'infestation chez un serpent, se trouvaient encore au troisième stade, tandis que, des larves III-52 jours-souris, du 20° au 140° jour après l'infestation chez des serpents, se trouvaient au troisième et au quatrième stades. Par contre, des larves III-78 jours-souris, se trouvaient au troisième et au quatrième stades du 29° au 76° jour après l'infestation chez des serpents, et du 82° au 145° jour après l'infestation, nous avons trouvé seulement des larves au quatrième stade.

Larves du quatrième stade. — Les larves IV que nous avons trouvées dans vingt serpents, étaient localisées, chez l'un d'entre eux, dans la sous-séreuse et dans la lumière de l'œsophage et de l'estomac ; chez trois serpents, dans la sous-séreuse et dans la lumière de l'estomac ; chez deux serpents, dans la sous-séreuse et dans la lumière de l'estomac et de l'intestin ; chez deux serpents, dans la lumière de l'œsophage et de l'estomac ; chez neuf serpents, dans la lumière de l'estomac et de l'intestin ; chez trois serpents, dans la lumière de l'intestin (tableau IV).

Selon les informations contenues dans le tableau IV, nous pouvons noter que la localisation de larves IV dans la sous-séreuse du tube digestif est en rapport, probablement, avec le temps d'infestation préalable chez la souris, aussi bien qu'avec le temps d'infestation chez le serpent. Ainsi, chez des serpents infestés par des larves III-52 jours-souris, nous avons trouvé des larves IV dans la sous-séreuse jusqu'au 140° jour après l'infestation. Par contre, chez des serpents infestés par des larves III-78 jours-souris, toutes les larves rencontrées se trouvaient, même au 26° jour après l'infestation, localisées dans la lumière du tube digestif.

La longueur des larves IV trouvées chez des serpents infestés par des larves III-52 et 78 jours-souris, après 20 à 154 jours d'infestation, était de 10 à 35 mm, les plus longs exemplaires (29 à 35 mm de long) se localisant dans la lumière du tube digestif (tableau IV).

Lorsque les larves du troisième stade se transforment en larves du quatrième stade, nous avons noté, comme modification morphologique principale, l'apparition des trois lèvres garnies de quatre papilles (deux papilles à la lèvre dorsale et une papille à chaque lèvre sub-ventrale) et de trois interlèvres, visibles (les lèvres et les interlèvres) chez les larves se trouvant encore à la phase de la troisième mue (fig. 16). La queue des mâles, comme celle des larves du troisième stade, ne présente pas de papilles.

En ce qui concerne l'ébauche génitale, nous avons constaté que, chez les larves des deux sexes, elle a subi des modifications morphologiques proportionnelles au temps d'infestation préalable dans la souris, c'est-à-dire, que, d'autant plus long était ce temps, d'autant plus remarquables étaient les modifications morphologiques observées.

Chez des larves IV mâles trouvées dans un serpent, après vingt jours d'infestation par des larves III-52 jours-souris, l'ébauche génitale présentait un corps volumineux qui se continuait par un cordon se dirigeant vers l'extrémité postérieure (fig. 17). Dans la queue de ces larves, nous avons observé l'ébauche des gaines spiculaires.

FIG. 22. — Foie d'une souris montrant les kystes sous-capsulaires, chacun contenant une ou deux larves du troisième stade, après 77 jours d'infestation expérimentale chez la souris

Chez un serpent infesté par des larves III-52 jours-souris, après 111 jours d'infestation, les larves IV mâles récoltées montraient l'extrémité antérieure de l'ébauche génitale amincie, mais présentant toujours une petite dilatation initiale.

Chez un serpent, après une période d'infestation inférieure à celle du cas précédent, c'est-à-dire 68 jours, mais ayant été infesté par des larves III-78 jours-souris, dans les larves mâles provenant de ce serpent, nous avons observé un développement plus avancé de l'ébauche génitale; son extrémité antérieure, à l'aspect hyalin, était aussi mince que le cordon qui se dirigeait vers la queue (fig. 18). Chez ces larves, les gaines spiculaires étaient beaucoup plus développées.

Chez les larves IV femelles, nous avons constaté aussi que le développement de l'ébauche génitale était proportionnel au temps d'infestation des larves III chez la

souris. Ainsi, chez les larves totalisant 107 jours après l'infestation (78 jours-souris + 29 jours-serpent), le développement de l'ébauche génitale était plus marqué que chez les larves totalisant 192 jours d'infestation (52 jours-souris + 140 jours-serpent) (fig. 19 et 20). Nous avons aussi vérifié que, dans le premier cas (seulement 29 jours après l'infestation chez le serpent), le développement de l'ébauche génitale était, pour ainsi dire, « explosif ».

FIG. 23. — A) Vers adultes immatures avec leur extrémité antérieure fixée dans un orifice de la muqueuse à la limite entre l'estomac et l'intestin d'un serpent. B) Orifice dans la muqueuse gastrique du même serpent, après le prélèvement des vers. Ce serpent a été sacrifié après 75 jours d'infestation (+ 173 jours d'infestation chez la souris, soit 248 jours au total)

Chez les larves IV femelles, nous avons constaté une ébauche vulvaire qui, néanmoins, n'atteignait pas la cuticule du côté externe.

Quatrième mue. — La phase de pré-quatrième mue a été observée chez des larves trouvées par nécropsie de serpents à 82 et à 85 jours après l'infestation et infestés par des larves III-78 jours-souris. Dans cette phase, il y avait chez les larves, un décollement de la cuticule à l'extrémité postérieure et les spicules, chez les mâles, étaient bien formés, mesurant à peu près 0,688 mm de long chez un mâle de 21,4 mm de long (fig. 21).

Nous avons observé des larves en pleine quatrième mue chez un serpent après 154 jours d'infestation, ayant été infesté par des larves III-78 jours-souris. Avec ces larves, il y avait des vers adultes, mais immatures.

La quatrième mue a toujours été observée chez les larves localisées dans la lumière du tube digestif.

Vers adultes. — Chez des serpents infestés par des larves III-78 jours-souris, nous avons observé des vers adultes immatures, avec des larves IV, seulement après 154 jours d'infestation. Par contre, chez des serpents infestés par des larves III-173 jours-souris, nous avons rencontré des vers adultes immatures à partir du 75^e jour après l'infestation. Nous avons constaté ici aussi que le développement des vers, chez l'hôte définitif, était directement proportionnel au temps d'infestation chez l'hôte intermédiaire.

24

FIG. 24. — Organes génitaux d'une femelle adulte immature prélevée chez un serpent après 154 jours d'infestation (+ 78 jours d'infestation chez la souris, soit au total 232 jours d'infestation). a) Ensemble des organes génitaux ; b) portion initiale, sans distinction du vagin ; c et d) détails de la zone des ramifications de l'utérus, en vue interne (c) et en vue externe (d) ; e) détail de l'extrémité distale d'un ovaire

En général, les vers adultes, aussi bien les immatures que les mûrs, ont été trouvés avec l'extrémité antérieure introduite dans des orifices communs à plusieurs vers, localisés dans la muqueuse de l'estomac ou de l'intestin (portion initiale) ou encore, à la limite de ces deux organes (fig. 23).

Les mâles des vers adultes immatures mesuraient de 20 à 51 mm de long, et les femelles, de 29 à 53 mm de long. Les mâles adultes mûrs mesuraient de 47 à 103 mm de long et les femelles adultes mûres, de 70 à 175 mm de long.

Au niveau de la queue d'un mâle adulte immature, nous avons observé quatre paires de papilles sub-ventrales, trois paires de papilles latérales et une paire de papilles au niveau du cloaque. En avant et très près du cloaque, sur la ligne médiane, il y avait une papille. Dans nos observations antérieures (Araujo, 1969), nous avons constaté que le nombre et la disposition des papilles caudales de *P. quadrangularis* sont fort variables. Néanmoins, nous n'avons pas observé une telle papille pré-cloaquale lors de notre redescription de cette espèce.

Les femelles adultes immatures présentaient une ouverture vulvaire saillante et située un peu en avant du milieu du corps. Chez une femelle de 45 mm de long, la distance entre la vulve et l'extrémité antérieure représentait 44,8 % de la longueur du corps. Chez une femelle de 38 mm de long, l'utérus, les branches utérines et les réceptacles séminaux étaient complètement dépourvus d'œufs. A l'extrémité libre des ovaires, il y avait un noyau bien visible (fig. 24).

Les vers adultes mûrs présentaient des caractères semblables à ceux que nous avons rapportés antérieurement (Araujo, 1969).

Discussion

Emigration et localisation des larves chez la souris. — Nos résultats concernant l'émigration et la localisation des larves de *P. quadrangularis* chez des souris infestées expérimentalement, en général, discordent avec ceux publiés par Kutzer & Lamina (1965) et par Sprent (1970 b), qui ont étudié, respectivement, les espèces *P. attenuata* et *P. anoura*.

Kutzer & Lamina (1965) ont vérifié que dans des souris, les larves de *P. attenuata*, après le premier jour d'infestation, se dirigent vers la sous-séreuse intestinale où elles peuvent s'installer ou bien se disperser dans tout le mésentère. Ils ont aussi constaté qu'une partie des larves qui arrivent à la paroi de l'intestin va jusqu'au foie et que, finalement, certaines de ces larves se dirigent du foie vers les poumons. Dans la paroi de l'intestin, dans le foie et dans les poumons, les larves restent encapsulées sous la séreuse de ces organes et dans chaque capsule, Kutzer & Lamina ont en général trouvé deux larves.

Sprent (1970 b), étudiant le comportement des larves de *P. anoura* chez des souris infestées expérimentalement, a constaté que, du 2^e au 28^e jour après l'infestation, chez 27 souris examinées (une souris par jour), 8,63 % du total des larves rencontrées (15.290 larves) étaient localisées dans le foie, 2,15 % dans les poumons et 89,21 % dans

la paroi de l'intestin. En continuant ses observations, Sprent a constaté que du premier au sixième mois après l'infestation, dans 11 souris examinées, le total de 8.814 larves rencontrées étaient ainsi distribué : 55,12 % dans le foie, 2,01 % dans les poumons et 42,85 % dans la paroi de l'intestin. Sprent n'a pas expliqué une telle inversion des résultats concernant la localisation des larves dans le foie et dans la paroi de l'intestin observé chez les souris du 2^e au 28^e jour et du premier au sixième mois après l'infestation.

Nous avons obtenu les nombres totaux des larves ci-dessus et les pourcentages de leur distribution dans les différents organes à partir des données de Sprent (1970 b).

Quant aux larves de *P. quadrangularis*, nous les avons rencontrées chez des souris infestées expérimentalement, même très fortement (1.000 œufs), seulement localisées dans le foie à partir du troisième jour de l'infestation jusqu'à la deuxième année d'observation. Au début, les larves se trouvaient dans le parenchyme hépatique et, postérieurement, du 20^e au 730^e jour après l'infestation (période de temps maximum de nos observations), les larves étaient enkystées sous la capsule de Glisson. Exceptionnellement, nous avons relevé, dans une souris, après 5 jours d'infestation, deux larves localisées dans les poumons.

Deuxième mue. — Kutzer & Lamina (1965) ont rapporté que la deuxième mue des larves de *P. attenuata* se réalise, en général, entre le quatrième et le dixième jour après l'infestation et que les premiers signes de cette mue sont représentés par des modifications à l'extrémité antérieure des larves (formation de deux protubérances papilliformes).

Petter (1968), effectuant l'infestation de divers mammifères par des œufs larvés d'*H. quadricornis*, n'est pas parvenue à observer la deuxième mue des larves de cet ascaride.

Sprent (1970 a), étudiant le développement des larves d'*O. moreliae* Sprent, 1969, chez des souris, n'a pas pu vérifier à quelle époque se réalise la deuxième mue, bien qu'il les ait suivies du deuxième jour au treizième mois après l'infestation. Néanmoins, il a affirmé que, d'après leurs modifications morphologiques, ces larves, à la 35^e semaine après l'infestation, se trouvaient au troisième stade, parce qu'elles avaient la même structure que les larves du troisième stade des autres espèces d'« ascari-doïdes ».

Sprent (1970 b) n'a pas observé non plus la deuxième mue chez les larves de *P. anoura* récoltées dans des tissus de souris infestées expérimentalement. Comme ces larves, après leur passage dans des serpents, adoptaient l'aspect de larves du quatrième stade, Sprent les a considérées comme étant du troisième stade lorsque localisées dans des tissus de souris.

Nous-même (Araujo, 1970), bien que nous n'ayons pas observé la deuxième mue chez les larves d'*H. quadricornis* rencontrées dans des souris infestées expérimentalement, nous avons conclu, à cause de leurs modifications morphologiques, que leur deuxième mue se réalisait, probablement, entre le cinquième et le septième jour après l'infestation.

Cependant, nous avons vérifié tout récemment (Araujo, 1971 *a*), que la deuxième mue des larves d'*O. sprengi* Araujo, 1969, de *P. quadrangularis* et de *H. quadricornis* se réalise lorsque ces larves se trouvent encore à l'intérieur de la coque des œufs. Les larves doivent donc atteindre l'hôte intermédiaire, dans nos expériences la souris, déjà au troisième stade, demeurant ainsi chez la souris jusqu'à leur passage dans l'hôte définitif (le serpent). Cette constatation peut probablement expliquer pourquoi Kutzer & Lamina (1965), Petter (1968), Sprent (1970 *a* et 1970 *b*) et Araujo (1970) n'ont pas observé, avec précision, le phénomène de la deuxième mue chez les larves d'ascarides parasites de serpents.

Morphologie des larves du troisième stade. — Kutzer et Lamina (1965) ont vérifié que les larves III de *P. attenuata*, lorsque localisées dans la souris, ont augmenté de longueur jusqu'au 40^e jour après l'infestation, par contre, du 40^e au 80^e jour après l'infestation, ils n'ont pas constaté de modification sensible de la longueur des larves.

Les larves III de *P. anoura*, trouvées dans des souris infestées expérimentalement par Sprent (1970 *b*), ont augmenté de longueur jusqu'à la fin du premier mois (30 jours) après l'infestation ; ensuite, jusqu'au sixième mois (180 jours) après l'infestation, l'augmentation de leur longueur a été moins évidente, c'est-à-dire qu'elles ont à peu près doublé de longueur.

Les larves III de *P. quadrangularis*, lorsque localisées dans des souris, ont subi un allongement remarquable jusqu'au 173^e jour après l'infestation ; du 30^e au 173^e jour après l'infestation, les larves ont approximativement quadruplé de longueur. Du 173^e au 730^e jour après l'infestation, la croissance des larves a été moins évidente.

En ce qui concerne l'ébauche génitale, Kutzer & Lamina (1965) n'ont rien signalé au sujet de cette particularité morphologique chez des larves III de *P. attenuata*. Sprent (1970 *b*), chez les larves III de *P. anoura* situées dans des souris, a décrit l'ébauche génitale comme un corps ovale, localisé sur le côté gauche de l'intestin, et environ au milieu du corps de la larve. Dans les larves III de *P. anoura*, après sept jours d'infestation chez le serpent, Sprent a vérifié que l'ébauche génitale devenait plus évidente.

Les larves III de *P. quadrangularis*, divergeant sensiblement de celles de *P. anoura* en ce qui concerne l'ébauche génitale, ont montré un dimorphisme sexuel incontestable de cet organe à partir du quinzième jour après l'infestation chez la souris. Sa localisation était du côté gauche de l'intestin, toujours en arrière du milieu du corps de la larve, surtout chez les mâles (Araujo, 1971 *b*).

Sprent (1970 *b*) a observé fréquemment un caecum intestinal dans les larves III de *P. anoura* à partir de la troisième semaine après l'infestation et dans des vers adultes immatures, mais ce caecum était absent dans les exemplaires plus grands. Nous n'avons pas observé une telle conformation morphologique chez les larves III de *P. quadrangularis*. Sprent (1970 *b*) n'a pas observé de dimorphisme sexuel au niveau de la queue des larves III de *P. anoura*. Par contre, chez les larves III de *P. quadrangularis*, déjà à partir de 24-30 jours d'infestation chez la souris, nous avons noté que la queue, outre sa longueur relative différente dans les deux sexes (plus longue chez les mâles),

présentait aussi un dimorphisme sexuel qui s'accroissait pendant le développement des larves (Araujo, 1971 b).

Sprent (1970 b), chez les larves III de *P. anoura* trouvées dans des serpents infestés par des larves III contenues dans des tissus de souris, a constaté des modifications morphologiques seulement pour l'ébauche génitale qui, après sept jours d'infestation, est devenue plus évidente. Malheureusement, Sprent n'a pas mentionné dans sa publication, le temps de permanence préalable des larves chez la souris.

Au cours de nos observations, nous avons constaté un allongement des futures branches utérines chez les larves III rencontrées dans un serpent et provenant de larves III-52 jours-souris. Chez les larves III-20 et 29 jours-serpent, provenant de larves III-52 et 78 jours-souris, respectivement, nous n'avons pas observé de modifications morphologiques, même en ce qui concerne l'ébauche génitale.

Troisième mue. — Kutzer et Lamina (1965) ont trouvé des larves III et IV de *P. attenuata* dans un serpent après 53 jours d'infestation par des larves III-52 jours-souris.

Sprent (1970 b), ne mentionnant pas la période d'infestation préalable chez la souris, a trouvé des larves III de *P. anoura* en phase de troisième mue, localisées dans l'intestin d'un serpent, après huit jours d'infestation.

Nous avons observé des larves III de *P. quadrangularis* en phase de troisième mue, après vingt jours d'infestation dans un serpent infesté par des larves III-52 jours-souris.

Selon nos résultats, nous avons vérifié que la troisième mue peut se réaliser chez les larves situées, soit dans la lumière de l'estomac, soit dans la sous-séreuse de la cavité générale des serpents.

En examinant le tableau IV, nous avons noté que, probablement, la réalisation de la troisième mue est en rapport avec le temps de permanence préalable des larves III chez la souris, c'est-à-dire, d'autant plus courte est cette période, d'autant plus tardivement se réalise la troisième mue chez les larves localisées dans le serpent.

Larves du quatrième stade. — Sprent (1970 b) a trouvé des larves IV de *P. anoura* dans des serpents infestés expérimentalement, du 15^e au 280^e jour après l'infestation ; au 183^e, au 229^e et au 280^e jour après l'infestation, avec les larves IV, il y avait des vers adultes. Nous regrettons encore une fois que Sprent n'ait pas cité le temps d'infestation préalable des larves III chez la souris. Il est intéressant de noter que Sprent a observé sur ses larves IV, une interlèvre entre les lèvres sub-ventrales, ce détail morphologique disparaissant après la quatrième mue. Sprent a observé aussi que seules les larves IV ont subi un développement sensible de l'ébauche génitale. L'ébauche génitale femelle chez les larves IV trouvées dans un serpent après 183 jours d'infestation, présentait des branches utérines relativement longues.

Quant aux larves IV de *P. quadrangularis*, nous les avons trouvées dans des serpents, du 20^e au 140^e et du 26^e au 154^e jour après l'infestation, respectivement, par des larves III-52 et 78 jours-souris. Dans un serpent mort après 154 jours d'infestation,

tation, il y avait aussi des vers adultes immatures. Il est intéressant de signaler que les larves III-173 jours-souris, lorsque transférées dans le serpent, se trouvaient déjà à la phase de vers adultes, à partir du 75^e jour d'infestation.

Selon l'exposé ci-dessus, nous constatons que Sprent (1970 *b*) a trouvé des larves IV de *P. anoura* dans des serpents jusqu'au 280^e jour d'infestation et nous-même avons rencontré des larves IV de *P. quadrangularis*, jusqu'au 154^e jour d'infestation dans des serpents infestés par des larves III-78 jours-souris. Un tel retardement évolutif de ces larves dans l'hôte définitif (serpent) peut être expliqué par le fait que les larves III, probablement, n'ont pas séjourné assez longtemps chez l'hôte intermédiaire (souris) pour qu'elles puissent continuer leur développement normal chez l'hôte définitif.

L'ébauche génitale femelle aux branches utérines différenciées, observée par Sprent (1970 *b*) chez des larves IV de *P. anoura* récoltées dans un serpent, à moins de 183 jours après l'infestation, ressemble à l'ébauche génitale de nos larves III de *P. quadrangularis* récoltées dans une souris après 173 jours d'infestation. D'un autre côté, l'ébauche génitale femelle des larves IV de *P. anoura* de Sprent, après 183 jours d'infestation dans un serpent, est comparable à l'ébauche génitale de nos larves III de *P. quadrangularis* trouvées, après 143 jours d'infestation, dans un serpent infesté au préalable par des larves III-52 jours-souris. Dans des larves IV de *P. quadrangularis*-29 jours-serpent, provenant des larves III-78 jours-souris, le développement de l'ébauche génitale femelle a été « explosif », beaucoup plus accentué que celui observé par Sprent dans des larves IV de *P. anoura* après 183 jours d'infestation chez le serpent.

Quatrième mue. — Sprent (1970 *b*) a observé la quatrième mue seulement dans des larves IV de *P. anoura*-70 jours-serpent, originaires de larves qui étaient restées 49 jours au préalable dans un autre serpent (soit au total 119 jours-serpent). L'auteur en question n'a pas mentionné dans sa publication, la période d'infestation préalable chez la souris.

Nous avons observé la phase de pré-quatrième mue chez des larves IV de *P. quadrangularis* trouvées dans des serpents après 82 et 85 jours d'infestation, ces derniers ayant été infestés par des larves III-78 jours-souris. Des larves en pleine quatrième mue ont été trouvées parmi des vers adultes immatures, dans un serpent après 154 jours d'infestation par des larves III-78 jours-souris.

Vers adultes. — Sprent (1970 *b*), dans une première expérience, a trouvé, dans un serpent, des vers adultes immatures de *P. anoura*, à partir du 183^e jour après l'infestation par des larves III-? jours-souris (l'auteur n'a pas mentionné le nombre de jours), et des vers adultes mûrs (femelles ayant des œufs dans leur utérus) seulement après 386 jours d'infestation par des larves III-? jours-souris. Dans une autre expérience, à partir de larves IV obtenues par infestation successive chez deux serpents (42 jours dans un premier + 28 jours dans un second, soit 70 jours au total), Sprent a infesté un troisième serpent dans lequel il a obtenu des larves IV et une femelle adulte, après 47 jours d'infestation (+ 70 jours d'infestation au préalable chez les deux premiers serpents, soit 117 jours au total). Selon ces résultats, et ne considérant pas la

période d'infestation préalable des larves III chez la souris, Sprent a conclu que le stade de ver adulte de *P. anoura* a été atteint plus rapidement dans le serpent infesté par des larves provenant des serpents que dans celui infesté par des larves originaires de souris. Malheureusement, dans les résultats des deux expériences ci-dessus, Sprent n'a pas fait mention du temps durant lequel les larves III ont séjourné préalablement chez la souris. Sprent seulement a indiqué que les larves utilisées pour l'infestation des serpents ont été obtenues chez des rongeurs, après trois à six mois d'infestation. En ce qui concerne ces deux expériences de Sprent, nous pouvons établir deux hypothèses : a) Dans la première expérience, les larves qui, à la suite de leur transfert dans le serpent, se sont transformées en vers adultes immaturés après 183 jours d'infestation, seraient restées au préalable 90 jours (trois mois) dans la souris. b) Les larves utilisées pour l'infestation du premier serpent de la deuxième expérience, dans laquelle la phase de ver adulte a été atteinte après 117 jours d'infestation chez trois serpents successifs, auraient séjourné 180 jours (six mois) au préalable chez la souris. Ainsi, considérant que ces deux hypothèses sont fondées sur les informations données par Sprent, en ce qui concerne le temps d'infestation préalable chez la souris, nous vérifions que les totaux de jours d'infestation chez la souris + un serpent (première expérience) et chez la souris + 3 serpents (2^e expérience), sont très proches, c'est-à-dire, respectivement, 273 et 293 jours après l'infestation.

Nos résultats concernant le temps qui s'écoule depuis l'infestation du serpent jusqu'à la rencontre de vers adultes immatures et de vers adultes mûrs de *P. quadrangularis*, sont en quelque sorte différents de ceux donnés par Sprent pour l'espèce *P. anoura*. Nous avons trouvé des vers adultes immatures de *P. quadrangularis* chez un serpent, après 154 jours d'infestation par des larves III-78 jours-souris (soit 232 jours au total) et, à partir du 75^e jour après l'infestation par des larves III-173 jours-souris (soit au total 248 jours d'infestation). Nous avons relevé des vers adultes mûrs dans des serpents, à partir du 152^e jour après l'infestation par des larves III-173 jours-souris (soit 325 jours au total). Nous pouvons remarquer encore une fois l'importance de la période d'infestation préalable chez la souris, c'est-à-dire, d'autant plus longue est cette période d'infestation, d'autant plus rapidement se réalise le développement du ver chez l'hôte définitif.

En accord avec les résultats ci-dessus, nous pouvons vérifier que nous avons obtenu des vers adultes immatures chez des serpents, après des périodes totales d'infestation (chez la souris + chez le serpent) très voisines, malgré des périodes différentes d'infestation chez les souris. Ainsi, nous avons rencontré des vers adultes immatures après 232 jours d'infestation totale (78 jours-souris + 154 jours-serpent) et après 248 jours d'infestation total (173 jours-souris + 75 jours-serpent).

De tout cela, nous pouvons constater que l'évolution de *P. quadrangularis*, depuis l'œuf infestant jusqu'au ver adulte immature, se réalise en 240 jours environ (232-248 jours), indépendamment de la période d'infestation préalable chez la souris. Cependant, il doit y avoir un temps minimum nécessaire d'infestation préalable chez la souris qui, selon nos expériences serait autour de 78 jours et un temps optimum de permanence des larves chez la souris, d'environ 173 jours.

Conclusions.

1) Les œufs de *P. quadrangularis* ont été infestants pour des souris de laboratoire, du 15^e au 150^e jour d'incubation à $\pm 25^{\circ}$ C.

2) Quant elles atteignent l'hôte intermédiaire, les larves infestantes, à l'intérieur de la coque des œufs, se trouvent au troisième stade, enveloppées par les cuticules des stades précédents.

3) Les larves du troisième stade atteignent le foie de la souris (hôte intermédiaire), par voie sanguine, après trois jours d'infestation par voie orale, ne passant pas au préalable par les poumons.

4) Du parenchyme hépatique, des larves se dirigent vers la zone sous-capsulaire du foie, où elles arrivent après 15 jours d'infestation.

5) Du 20^e au 730^e jour d'infestation (durée maximum de nos observations), les larves se présentent enkystées (initialement encapsulées et postérieurement enkystées) sous la séreuse hépatique. Elles restent ainsi jusqu'à leur transfert dans l'hôte définitif (serpent).

6) Les larves du troisième stade, trouvées dans des souris, ont montré un dimorphisme sexuel de l'ébauche génitale à partir du quinzième jour, et de la queue, à partir du 24^e-30^e jour après l'infestation.

7) Le développement des larves du troisième stade chez la souris atteint son maximum autour de 173 jours après l'infestation, et il semble que ce délai représente l'optimum de permanence des larves chez la souris pour qu'elles puissent continuer normalement leur développement chez le serpent.

8) Plus les larves du troisième stade demeurent au préalable dans la souris, plus profondes sont les modifications morphologiques subies par les larves après leur passage dans les serpents.

9) La troisième mue chez les larves qui ont séjourné une période insuffisante dans la souris (52 et 78 jours), se réalise probablement lorsque ces larves se trouvent, soit dans la cavité générale, soit dans le tube digestif du serpent. Par contre, chez les larves qui sont restées pendant une période suffisante dans la souris (173 jours), la troisième mue se réalise probablement dans le tube digestif du serpent. La quatrième mue se produit, normalement, lorsque les larves se trouvent dans le tube digestif des serpents.

10) Chez des serpents, les larves du troisième stade qui ont séjourné au préalable 173 jours dans des souris, se sont transformées plus rapidement en vers adultes que celles qui sont restées dans des souris pendant une période inférieure à 173 jours (78 jours).

11) Après une période d'infestation chez la souris (28 à 78 jours) probablement insuffisante, le développement subséquent des larves dans des serpents, est « désordonné ». Ainsi, elles peuvent se réencapsuler dans la muqueuse de l'estomac ou alors, émigrer vers la cavité générale et revenir après un certain temps, à l'intérieur du tube

digestif. Pendant cette émigration, les larves provoquent fréquemment des ulcères dans la muqueuse de l'estomac et de l'intestin. Par contre, après une période d'infestation nécessaire et suffisante, les larves, chez la souris, lors de leur transfert dans l'hôte définitif, n'émigrent pas probablement vers la cavité générale du serpent; cependant, elles provoquent fréquemment des orifices dans la muqueuse du tube digestif, où plusieurs vers se groupent par leur extrémité antérieure, et y demeurent pendant une période de temps variable, déjà en tant qu'adultes. Il est bien probable aussi que ces larves subissent, dans le tube digestif du serpent, aux deux dernières mues, une transformation rapide (75 jours) en vers adultes.

12) La formation d'ulcères dans la muqueuse du tube digestif des serpents étant ainsi en relation avec la période d'infestation préalable des larves du troisième stade chez des souris, cela pourrait expliquer pourquoi certains serpents infestés naturellement par des ascarides présentent des ulcères ou des réactions cicatricielles dans le tube digestif, tandis que d'autres, également infestés, ne les présentent pas.

13) La période nécessaire pour l'évolution de *P. quadrangularis*, depuis l'œuf larvé infestant jusqu'à la phase de ver adulte immature, avec le concours d'un hôte intermédiaire, a été d'approximativement 240 jours. En respectant une probable période minimum nécessaire de permanence des larves du troisième stade dans l'hôte intermédiaire (environ 78 jours), il semble que cette période d'infestation préalable n'a pas d'importance sur la période totale d'infestation (chez la souris et chez le serpent) pour que les larves atteignent la phase de vers adultes immatures. Des vers adultes mûrs ont été obtenus après 325 jours au total d'infestation (173 jours chez la souris + 152 jours chez le serpent).

14) Pour que la longueur des vers obtenus expérimentalement atteigne celle des vers rencontrés dans des serpents infestés naturellement, une période de temps d'infestation totale de 539 jours a été nécessaire, c'est-à-dire, 173 jours chez la souris et 366 jours chez le serpent.

15) Considérant que nos résultats sur le cycle évolutif de *P. quadrangularis* sont, en grande partie, différents de ceux concernant les espèces *P. attenuata* et *P. anoura*, il serait intéressant d'étudier le cycle biologique des autres espèces du genre *Polydelphis*.

Bibliographie

- ARAUJO (P.), 1969. — Sobre a conceituação de helmintos, pertencentes à subfamília *Ascarinae* Travassos, 1913, parasitas de ofídios. *Rev. Fac. Farm. Bioquím. S. Paulo*, 7, 55-94.
- , 1970. — Considerações sobre a evolução de *Hexameta quadricornis* (Wedl, 1861) (*Nematoda*), parasita de ofídios. *Rev. Farm. Bioquím. Univ. S. Paulo*, 8, 193-242.
- , 1971 a. — Considérations sur la deuxième mue des larves d'ascarides parasites de serpents. *Ann. Parasit.*, Paris. Sous presse.

- , 1971 *b.* — Observations sur le développement de l'ébauche génitale chez des larves du troisième stade de *Polydelphis quadrangularis* (Schneider, 1866) (Nematoda: Ascaridoidea). *Ann. Parasit.*, Paris. Sous presse.
- BAYLIS (H. A.), 1921. — On the classification of the *Ascaridae*. II. The *Polydelphis* group; with some account of the other ascarids parasitic in snakes. *Parasitology*, Cambridge, 12, 411-426.
- GEDOELST (L.), 1916. — Notes sur la faune parasitaire du Congo Belge. *Revue zool. afr.*, Bruxelles, 5, 1-90.
- HARTWICH (G.), 1957. — Zur Systematik der Nematoden. Superfamilie *Ascaridoidea*. *Zool. Jb. Abt. System. Okol. n. Geogr.* Jena, 85, 211-252.
- KUTZER (E.) et LAMINA (J.), 1965. — Zur Biologie einiger Schlangen-Ascariden. *Z. f. Parasitenkunde*, Berlin, 25, 211-230.
- ORTLEPP (M. A.), 1922. — On the hatching and migration in a mammalian host of larvae of ascarids normally parasitic in cold blooded vertebrates. *J. Trop. Med. and Hyg.*, London, 25, 97-100.
- PETTER (A.-J.), 1968. — Observations sur la systématique et le cycle de l'ascaride *Hexametra quadricornis* (Wedl, 1862). *Ann. Parasit.*, Paris, 43, 655-691.
- SCHNEIDER (A.), 1866. — *Monographie der Nematoden*, Berlin, Georg Reimer, pp. 35 et 43.
- SPRENT (J. F. A.), 1970 *a.* — Studies on ascaridoid nematodes in pythons: the life-history and development of *Ophidascaris moreliae* in Australian pythons. *Parasitology*, Cambridge, 60, 97-122.
- , 1970 *b.* — Studies on ascaridoid nematodes in pythons: the life history and development of *Polydelphis anoura* in Australian pythons. *Parasitology*, Cambridge, 60, 375-397.
- YORKE (W.) et MAPLESTONE (P. A.), 1926. — *The nematodes parasites of vertebrates*. London, J. et A. Churchill, pp. 265 et 266.
-