Les Oesophagostomes du porc de la région d'Amboise Indre-et-Loire

par M. GRABER, J. EUZEBY, J. GEVREY, et J.-P. RAYNAUD

Ecole nationale vétérinaire de Lyon, Service de Parasitologie (P^r EUZEBY),
2, quai Chauveau, F 69000 Lyon
et Station de Recherches vétérinaires « Pfizer », B.P. 42, F 37400 Amboise

Résumé

L'étude de plusieurs lots d'Oesophagostomes provenant de porcs sacrifiés à la station de recherches vétérinaires Pfizer d'Amboise (Indre-et-Loire) montre qu'il existe indubitablement en France deux espèces principales : *Oesophagostomum dentatum* et *Oesophagostomum quadrispinulatum*.

Une troisième espèce *Oesophagostomum granatensis*, a également été mise en évidence : elle est très voisine d'*Oesophagostomum dentatum* dont elle pourrait être une sous-espèce. Elle en diffère néanmoins par certains caractères biologiques : degré de développement des œufs en cours d'expulsion et évolution chez l'hôte.

Les auteurs donnent une clef de détermination des espèces.

Summary

The authors carried out a survey about seven *Oesophagostomum* species infecting pigs in the world.

At the Amboise Pfizer centre of veterinary research (Indre-et-Loire), they were able to find three of these species : *Oesophagostomum dentatum*, *Oesophagostomum quadrispinulatum* (= *Oesophagostomum longicaudum*) and *Oesophagostomum granatensis* that they describe and the Key of diagnosis of which they set up.

Introduction

On dénombre actuellement chez le porc domestique sept espèces d'*Oesophagostomum* parasites du côlon et du caecum.

La première en date, *Oesophagostomum dentatum*, Rudolphi, 1803, est connue depuis le début du siècle dernier. C'est une espèce cosmopolite que l'on rencontre couramment en Europe, en Amérique du Nord, en Amérique du Sud, en Asie et en Australie. Bien que les observations soient peu nombreuses, elle existe aussi en Afrique, notamment en Guinée (Henry et Joyeux, 1920), au Ghana (Morel, 1959), au Nigéria (Ikeme, 1970), au Congo-Brazzaville et en R.C.A. (Grabér, 1968), en Angola (Serrano, 1962), au Kenya (Round, 1962) et à Madagascar (Poisson, 1934).

En 1901, une seconde espèce est mise en évidence par Marcone à Trieste : *Oesophagostomum quadrispinulatum*, qui est décrite par Goodey en 1925 sous le nom d'*Oesophagostomum longicaudum*. Les exemplaires provenaient de l'intestin de porcs sacrifiés à Roboul en Nouvelle-Guinée. Par la suite, le parasite a été retrouvé aux U.S.A., aux Philippines, au Tonkin et aux îles Fidji (Schwartz, 1926). Dix ans plus tard, Alicata (1935) montre qu' *Oesophagostomum longicaudum* est synonyme d'*Oesophagostomum quadrispinulatum* qui apparaît aujourd'hui comme très largement répandu à la surface du globe. Son aire de répartition s'est, en effet, depuis 1926, élargie à la Chine (Chen, 1936), au Japon (Kouno et Niimi, 1953), au Brésil (Costa, 1965 et 1966 ; Amaral et Develey, 1968), à l'Uruguay (Cassamagnachi, 1946) et à Porto-Rico (Van Volkenberg, 1936). En Europe, malgré la découverte de Marcone, on a pensé longtemps, avec Raillet, Henry et Bauche (1919), que la seule espèce parasite des porcs européens était *Oesophagostomum dentatum*. Cette opinion a été battue en brèche par Schwartz en 1927 : d'après lui, compte tenu des dimensions données par les auteurs français, il s'agirait, en réalité, d'*Oesophagostomum quadrispinulatum*. Mikacic (1937) confirme cette manière de voir et, au cours des dernières années, on a signalé la présence de cet *Oesophagostome* en U.R.S.S. (Bobkova, cité par Popova, 1958), en Hongrie (Kotlan, 1948), en Allemagne de l'Est (Schmeer, 1958 ; Nickel et Haupt, 1964, Haupt, 1966), en Autriche (Supperer, 1955), en Espagne (Lizcano Herrera, 1958), en Italie (Restani, 1969), en Ecosse (Dunn et Jacobs, 1966), en Angleterre (Taffs et Alicata, 1967 ; Jacobs et Dunn, 1969), en Hollande (Baars et coll., 1967) et en Scandinavie (Jacobs et Dunn, 1968).

En Afrique, *Oesophagostomum quadrispinulatum* est connu en Uganda depuis 1931 (Bwangamoi, 1968), au Kenya depuis 1936 (Round, 1962) et au Congo-Brazzaville (Diaouré, 1964).

Oesophagostomum dentatum et *Oesophagostomum quadrispinulatum* représentent les deux espèces principales. Les cinq autres sont beaucoup plus rares. Ce sont :

1. — *Oesophagostomum brevicaudum* et *Oesophagostomum georgianum* décrits par Schwartz et Alicata (1930) en Géorgie. Ce sont des espèces strictement nord-américaines, sauf la première qui correspond à *Oesophagostomum suis* (Maplestone, 1930) recueilli au Bengale dans l'intestin du porc.

2. — *Oesophagostomum maplestoni* (Schwartz, 1931) = *Oesophagostomum conicum* (Maplestone, 1930), également d'origine asiatique.

3. — *Oesophagostomum granatensis* (Lizcano Herrera, 1958), espèce européenne affectant les porcs de la région de Grenade (Espagne).

4. — *Oesophagostomum rousseloti* (Diaouré, 1964) prélevé chez un porc mort au jardin zoologique de Brazzaville. Morphologiquement, il est très voisin de certains *Oesophagostomes* d'Antilopes et de Suidés sauvages de la grande faune africaine. Quant à *Oesophagostomum hsiungi* (Ling, 1959), il n'appartient pas à ce genre : ce serait plutôt un *Bourgelatia diducta* (K'ung, 1959).

En France, des travaux récents (Grabér, Raynaud et Euzéby, 1970) ont démontré qu'il existait trois espèces : *Oesophagostomum dentatum*, *Oesophagostomum quadrispinulatum* et *Oesophagostomum granatensis*. Les descriptions et les mensurations de Goo-dey (1924 et 1925), de Lizcano-Herrera (1958) et d'Haupt (1966) permettent « grosso modo » de séparer les espèces. Cependant, surtout lorsque les parasites sont immatures et que les infestations sont multiples, il est parfois difficile de les identifier avec précision.

Il a donc paru utile de rechercher des caractères de diagnose simples, susceptibles d'être utilisés en toutes circonstances.

Le matériel

469 *Oesophagostomes* adultes, mûrs ou immatures, ainsi que quelques larves L_4 et L_5 , ont été éclaircis et examinés au microscope. Ils provenaient de deux lots de 12 et 9 porcs sacrifiés à la station de recherches vétérinaires Pfizer d'Amboise (Indre-et-Loire). Chaque animal avait reçu au départ un mélange de larves infestantes L_3 de deux origines : une souche de Pontivy (Morbihan) et une souche de Prévilly (Indre-et-Loire).

Deux porcs seulement n'hébergeaient qu'une seule espèce : *Oesophagostomum dentatum* ou *Oesophagostomum quadrispinulatum*. Les autres étaient porteurs d'*Oesophagostomes* associés entre eux :

Oe. dentatum + *Oe. quadrispinulatum* : un animal,

Oe. dentatum + *Oe. granatensis* : trois animaux,

Oe. quadrispinulatum + *Oe. granatensis* : deux animaux,

Oe. dentatum + *Oe. granatensis* : 13 animaux.

Cette observation n'est pas nouvelle et l'on voit souvent dans l'intestin du porc une population mixte composée d'*Oesophagostomum dentatum* et d'*Oesophagostomum quadrispinulatum* (Nickel et Haupt, 1964 ; Costa, 1966 ; Taffs, 1967 ; Restani, 1969). En général, *Oesophagostomum dentatum* est l'espèce dominante (80 %).

Caractères de diagnose

1. — Caractères généraux.

Les Oesophagostomes du porc appartiennent à la sous-famille des *Oesophagostominae* et au sous-genre *Oesophagostomum* (Le Roux, 1940). Ce sont des Nématodes de couleur blanchâtre dont la taille (4,5 à 12 mm) et d'autant plus faible que les parasites sont plus nombreux dans le côlon (Haupt, 1966).

La cuticule, striée transversalement, est renflée à l'extrémité antérieure en formant une vésicule céphalique qui se termine, au niveau du tiers de l'œsophage, par le sillon cervical ou fente ventrale. Il n'y a pas d'ailes latérales.

Au sommet de la vésicule, s'ouvre la bouche entourée d'un bourrelet péristomique portant six papilles, quatre submédianes et deux latérales : elle est pourvue d'une coronule externe formée de neuf éléments triangulaires et foliacés dépassant l'ouverture orale.

A la bouche, fait suite une capsule buccale très courte et annulaire, munie d'une coronule interne de 18 éléments. Les papilles cervicales sont placées au niveau du renflement maximal de l'œsophage (*Oesophagostomum dentatum*, *Oesophagostomum quadrispinulatum*) ou légèrement en avant (*Oesophagostomum granatensis*).

L'anneau nerveux est situé au voisinage du sillon cervical.

L'œsophage, à bords plus ou moins parallèles, est dilaté dans sa partie postérieure. Il présente des épaississements arrondis et réfringents sur lesquels s'insèrent les muscles œsophagiens.

Les mâles possèdent deux spicules égaux et ailés se terminant en pointe mousse, un *gubernaculum* en forme de plantoir et une bourse caudale caractérisée par la disposition des côtes qui la soutiennent, c'est-à-dire : côtes ventrales juxtaposées ; côtes latérales naissant d'un tronc commun, côtes médio-latérale et postéro-latérales réunies ; côte externo-dorsale issue du même tronc que la dorsale. Celle-ci, à la moitié de sa longueur, se divise en deux branches, elles-mêmes bifurquées à leurs extrémités.

La femelle s'amincit progressivement dans la région postérieure où l'on distingue la vulve et l'anus, plus ou moins éloignés l'un de l'autre, selon les espèces (planche VII). Les œufs à paroi mince renferment, en général, une morula comportant 4 à 16 blastomères.

2. — Diagnose différentielle. Elle repose :

- sur les mensurations des parasites et de leurs organes,
- sur un certain nombre de caractères morphologiques particuliers.

2.-1. — MENSURATIONS. Elles portent sur la longueur et la largeur des mâles et des femelles, les dimensions de la capsule buccale, de l'œsophage, du *gubernaculum*, des spicules, des œufs et de la distance de la vulve à la pointe de la queue.

Les moyennes telles qu'elles figurent au tableau I sont indiquées avec l'erreur-type et la signification de la différence est appréciée à $P < 0,01$.

Ne sont pas significatifs : la longueur et la largeur d'*Oesophagostomum granatensis* et d'*Oesophagostomum quadrispinulatum*, la largeur de la capsule buccale d'*Oesophagostomum dentatum* et d'*Oesophagostomum granatensis*, la longueur des gubernaculum d'*Oesophagostomum dentatum* et d'*Oesophagostomum granatensis* et le grand axe des œufs d'*Oesophagostomum granatensis* et d'*Oesophagostomum dentatum*.

Seules, peuvent être prises en considération pour les trois espèces considérées : la longueur des spicules et la distance de la vulve à l'extrémité postérieure, dont les planches I et II donnent les dimensions relatives.

1

PLANCHE I. — Dimensions relatives des spicules : 1. *Oesophagostomum dentatum* ; 2. *Oesophagostomum granatensis* ; 3. *Oesophagostomum quadrispinulatum*

2

PLANCHE II. — Dimensions relatives de la distance vulve - Extrémité postérieure : 1. *Oesophagostomum dentatum* ; 2. *Oesophagostomum granatensis* ; 3. *Oesophagostomum quadrispinulatum*

2.-2. — CARACTÈRES MORPHOLOGIQUES PARTICULIERS. Ils concernent : les papilles cervicales, le gubernaculum, l'aspect de la capsule buccale, la forme de l'œsophage, les épaississements œsophagiens et les branches terminales de la côte dorsale.

2.-2.-1. — La position des papilles cervicales, la forme et la longueur du *gubernaculum* (pl. VI, figs 3, 4 et 5) sont difficiles à apprécier lors d'un examen de routine qui doit être rapide et ne pas demander trop de manipulations. Ces deux critères ont donc été abandonnés.

Tableau I
DIMENSIONS COMPARÉES D'*Oe. dentatum*, D'*Oe. granatensis* ET D'*Oe. quadrispinulatum*

	Oe. dentatum		Oe. granatensis		Oe. quadrispinulatum	
	Extrêmes	Moyenne	Extrêmes	Moyenne	Extrêmes	Moyenne
Longueur (en mm).						
Mâle	7,6 — 11	9,51 ± 0,21	4,5 — 10,2	7,93 ± 0,12	5,2 — 9,6	7,73 ± 0,09
Femelle	5,4 — 12,4	9,77 ± 0,19	4,5 — 11,4	8,64 ± 0,2	5,8 — 11,8	8,96 ± 0,13
Largeur (en µ)						
Mâle	320 — 520	443,1 ± 10	280 — 480	361,2 ± 6,25	260 — 500	345,8 ± 4,7
Femelle	360 — 700	496 ± 12,6	320 — 600	426,1 ± 11,2	320 — 600	436,9 ± 6,7
Largeur capsule buccale (en µ)						
Mâle	38 — 49,4	44,39 ± 0,45	38 — 47,5	43,56 ± 0,2	58,9 — 68,4	61,87 ± 0,27
Femelle	41,2 — 49,4	45,66 ± 0,26	41,8 — 51,2	45,62 ± 0,3	59 — 70,3	64,79 ± 0,2
Œsophage						
Longueur (en µ)						
Mâle	355 — 418	389	347 — 418	393,42 ± 4,43	370 — 450	411,07 ± 5,503
Femelle	394 — 450	427,05 ± 4,77	371 — 465	425,92 ± 11,43	394 — 473	428,20 ± 3,31
Spicules (en µ)	1092 — 1380	1131 ± 12	789 — 1088	992 ± 6,23	749 — 978	828 ± 5
Gubernaculum (en µ)	99 — 130	111,94 ± 2,06	91 — 127	111,37 ± 0,98	95 — 118	106 ± 1,43
Distance vulve-pointe de la queue (en µ)	591 — 710	649,6 ± 3,6	394 — 592	535 ± 5,5	671 — 1065	876,6 ± 7,9
Œufs (en µ)						
grand axe	51,3 — 72	61,13 ± 0,87	47,5 — 76	61,73 ± 1,18	47,5 — 74	58,44 ± 0,61
petit axe	28,5 — 41,8	36,26 ± 0,58	26,5 — 40	34,05 ± 0,72	21 — 40	33,12 ± 0,45

100 μ

20 μ

PLANCHE III. — Extrémité antérieure
d'*Esophagostomum dentatum*

2.-2.-2. — En revanche, il a été tenu compte d'un caractère sur lequel Goodey (1925) et Chitwood (1934) avaient déjà attiré l'attention : celui des épaississements œsophagiens qui ont l'aspect de petites bosses arrondies visibles directement (*Oesophagostomum quadrispinulatum*) ou après éclaircissement au lacto-phénol (*Oesophagostomum dentatum* et *Oesophagostomum granatensis*).

Dans l'espèce *Oesophagostomum quadrispinulatum* (planche V), ils sont nombreux, massifs, réfringents et disposés en plusieurs lignes (3 ou 4) qui s'étendent presque jusqu'à l'extrémité postérieure de la partie renflée de l'œsophage.

Chez *Oesophagostomum dentatum* (planche III), ils sont un peu moins gros, un peu moins nombreux. Les lignes (2 ou 3), nettes dans la partie antérieure du conduit, le sont beaucoup moins dans sa partie renflée dont elles dépassent légèrement le milieu.

Chez *Oesophagostomum granatensis*, les épaississements sont encore moins marqués. Petits et peu apparents, ils ne dépassent pas le milieu de la partie renflée de l'œsophage.

2.-2.-3. — La capsule buccale varie selon les espèces :

— elle est rectangulaire chez *Oesophagostomum dentatum* (planche III) ;

— elle est trapézoïdiforme à petite base postérieure chez *Oesophagostomum granatensis* (planche IV) ;

— elle est en trapèze à petite base antérieure chez *Oesophagostomum quadrispinulatum* (planche V).

2.-2.-4. — L'œsophage est en forme de massue (*Oesophagostomum dentatum*) ou en forme de vase (*Oesophagostomum quadrispinulatum* et *Oesophagostomum granatensis*).

2.-2.-5. — L'extrémité de la côte dorsale, après sa seconde division, porte, à sa face externe, une petite saillie arrondie s'il s'agit d'*Oesophagostomum dentatum* (pl. VI, fig. 6), à angle droit si l'on est en présence d'*Oesophagostomum granatensis* (pl. VI, fig. 7). Au contraire, chez *Oesophagostomum quadrispinulatum*, cette zone déprimée s'incurve en formant une sorte de cavité (pl. VI, fig. 8). Ces caractères ne sont, malheureusement, pas constants : on ne les retrouve que dans 80 % des cas. Ils peuvent cependant aider à la différenciation des espèces lors d'infestations mixtes.

2. 3. — CLEF DE DÉTERMINATION : Ces divers éléments ont permis d'établir une clef de détermination valable pour les *Oesophagostomes* parasites du porc en France.

1. — Capsule buccale large de 58 à 70 μ , en trapèze et à petite base antérieure. Œsophage en forme de vase. Épaississements de la paroi œsophagienne nombreux, massifs, s'étendant sur presque toute la longueur du conduit.

Spicules du mâle : 749-978 μ (828 μ^*).

Distance vulve-extrémité de la queue : 671-1.065 μ (876,6 μ^*).

Oesophagostomum quadrispinulatum.

2. — Capsule buccale large de 38 à 51 μ .

a) Rectangulaire, à bord verticaux. Œsophage en forme de massue. Épaississements de la paroi œsophagienne moins volumineux, moins nombreux et dépassant légèrement le milieu de la partie renflée du conduit.

Spicules du mâle : 1.092-1.380 μ (1.131 μ^*).

Distance vulve-extrémité de la queue : 591-710 μ (651 μ^*).

Oesophagostomum dentatum.

* Moyenne.

PLANCHE IV. — Extrémité antérieure
d'*Esophagostomum granatensis*

PLANCHE V. — Extrémité
antérieure d'*Esophagostomum*
quadrispinulatum

b) Trapézoïdiforme à petite base postérieure. Œsophage en forme de vase. Épaississements de la paroi œsophagienne petits, peu visibles et ne dépassent pas le milieu de la partie renflée du conduit.

Spicules du mâle : 789-1.088 μ (992 μ^*).

Distance vulve-extrémité de la queue : 394-592 μ (535 μ^*).

Oesophagostomum granatensis.

3. — Discussion.

L'existence en Europe d'*Oesophagostomum quadrispinulatum* a été niée par certains auteurs russes (Zakhryalov, 1956 ; Pogrebnyak, 1962). Ils n'admettent qu'une seule espèce, *Oesophagostomum dentatum*, qui présente des variations considérables d'un exemplaire à l'autre (position de la vulve, longueur des spicules, longueur du parasite).

Cette opinion est loin de faire l'unanimité des auteurs et, actuellement, on considère, en Europe occidentale, *Oesophagostomum quadrispinulatum* comme une espèce bien individualisée.

Les dimensions de nos parasites correspondent, à peu de choses près, à celles données par Marcone (1901), Goodey (1925), Ozerskaya (1930, cité par Popova, 1958), Schmeer (1958), Lizcano-Herrera (1958) et Haupt (1966), sauf pour la largeur maximale de la capsule buccale du mâle : 42 à 60 μ d'après Herrera, contre toujours plus de 58 μ dans le cas présent. Lorsque l'on examine une population mixte composée de mâles et femelles immatures, il est particulièrement difficile d'isoler les espèces et les jeunes *granatensis* peuvent être confondus avec les jeunes *quadrispinulatum*. La distinction ne peut être faite que par le caractère des épaississements œsophagiens et les dimensions de la capsule buccale qui, même chez les larves L₅ d'*Oesophagostomum quadrispinulatum*, dépasse 60 μ (Spindler, 1933 b). La capsule buccale d'*Oesophagostomum granatensis* semble acquérir précocement ses dimensions définitives (38-50 μ), alors que la croissance des spicules est inachevée, d'où confusion possible avec *Oesophagostomum quadrispinulatum*, si l'on se base uniquement sur le caractère « longueur des spicules ».

Oesophagostomum granatensis apparaît, dans ces conditions, comme une espèce intermédiaire, plus proche cependant d'*Oesophagostomum dentatum* que d'*Oesophagostomum quadrispinulatum* : s'agit-il d'une espèce propre, d'une sous-espèce ou les deux espèces doivent-elles être confondues ?

Il est, pour l'instant, impossible de donner une réponse définitive. Toutefois, *Oesophagostomum granatensis* présente plusieurs particularités biologiques :

a) LES ŒUFS. Ceux d'*Oesophagostomum dentatum* et d'*Oesophagostomum quadrispinulatum* en cours d'expulsion dans l'ovojecteur renferment toujours une morula de 4 à 16 blastomères (pl. VIII, figs 1 et 2). Les œufs d'*Oesophagostomum granatensis* sont généralement à un stade d'évolution plus avancé : ils contiennent une masse globuleuse qui ne remplit pas entièrement la coque et qui représente — vraisemblablement — un stade pré-larvaire.

Le même phénomène a été observé par Lizcano Herrera (1958) qui a pu mettre en évidence, dans l'un des œufs d'*Oesophagostomum granatensis*, une larve déjà entièrement formée.

2

1

PLANCHE VI. — Extrémité postérieure des mâles : 1. *Esophagostomum dentatum* ; 2. *Esophagostomum quadrispinulatum*

PLANCHE VI. — Extrémité postérieure des mâles : 3. Gubernaculum d'*Oesophagostomum dentatum* ; 4. Gubernaculum d'*Oesophagostomum granatensis* ; 5. Gubernaculum d'*Oesophagostomum quadrispinulatum* ; 6. Détail côte dorsale d'*Oesophagostomum dentatum* ; 7. Détail côte dorsale d'*Oesophagostomum granatensis* ; 8. Détail côte dorsale d'*Oesophagostomum quadrispinulatum*

b) DÉVELOPPEMENT CHEZ LE PORC. Les neuf porcs du deuxième lot ont été autopsiés 35 et 63 jours après l'infestation expérimentale. 48 femelles d'*Oesophagostomes* dans le premier cas et 57 dans le second ont été examinées et leur degré de maturité apprécié.

Les résultats figurent au tableau II. Au bout de 35 jours, alors que le quart des femelles d'*Oesophagostomum dentatum* et les 2/5^e des femelles d'*Oesophagostomum quadrispinulatum* sont capables de pondre des œufs, les exemplaires d'*Oesophagostomum granatensis* sont encore tous immatures : par rapport aux autres espèces, leur développement subit donc un certain retard.

PLANCHE VII. — Extrémité postérieure des femelles : 1. *Æsophagostomum quadrispinulatum* ; 2. *Æsophagostomum dentatum* ; 3. *Æsophagostomum granatensis*

PLANCHE VIII. —

Œufs : 1. *Œsophagostomum quadrispinulatum* ;
2. *Œsophagostomum dentatum* ;
3. *Œsophagostomum granatensis*

Tableau II

POURCENTAGE DE FEMELLES ADULTES ET IMMATURES 35 ET 63 JOURS
APRÈS L'INFESTATION EXPÉRIMENTALE

	au bout de 35 jours		au bout de 63 jours	
	Femelles mûres (+)	Femelles immatures	Femelles mûres (+)	Femelles immatures
Oe. dendatum	25 %	75 %	80 %	20 %
Oe. granatensis	0 %	100 %	70 %	30 %
Oe. quadrispinulatum	41,2 %	58,8 %	62,5 %	37,5 %

+ œufs en cours d'expulsion

Ces deux caractères biologiques — qui demandent à être reconfirmés — devraient permettre de séparer *Oesophagostomum dentatum* d'*Oesophagostomum granatensis*.

Bibliographie

- ALICATA (S. E.), 1935. — *Oesophagostomum longicaudum* Goodey, 1925, a synonym of *Oesophagostomum quadrispinulatum*, Marcone 1901. *Parasit.*, 11, 215-6.
- AMARAL (V.) do et DEVELEY (A. J. L.), 1968. — *Oesophagostomum longicaudum*, Goodey, 1925 (Nematoda, Cyathostomidae) em suínos no estado de São Paulo, Brasil. *Archos Inst. Biol. S. Paulo*, 35, 2, 83-5.
- BAARS (J. C), DORRESTIJN (J.), VAN JAARSVELD (W. A.), JANSEN Jr. (J.), MOUWEN (J. M.), 1967. — *Oesophagostomum quadrispinulatum* in pigs in the Netherlands. *Vet. Rec.*, 80, 8, 289.
- BOCH (J.) et SUPPERER (R.), 1971. — *Veterinärmedizinische Parasitologie*. Paul Parey, Berlin et Hambourg, 265-66.
- BWANG-MOI (O.), 1968. — Helminth parasites of domestic and wild animals in Uganda. *Bull. Epizoot. Dis. Afr.*, 16, 4, 433.
- CASSAMAGNACHI (A.), 1946. — La Oesofagostomosis suína dos especies reconocidas en los cerdos del país. Su importancia económica. *Boln. Divulg. Ganad.*, 29, 1, 429-32.
- CHEN (H. T.), 1936. — Parasites in slaughter houses in Canton. Part I: Helminths of Kwantung hogs. *Lingnan Sci. J.*, 15, 1, 31-44.
- CHITWOOD (B. G.), 1934. — The history of Nematode oesophagi. III. The oesophagus of *Oesophagostomum dentatum* (Rud.). *J. Wash. Acad. Sci.*, 24, 12, 557-62.
- COSTA (H. M. A.) 1965. — Quelques considérations sur les Helminthes parasites de sus domestica (Linnaeus, 1758) de l'état de Bahia. *Archos Esc. Sup. Vet. Est. Minas Gerais*, 17, 11-44.
- , 1966. — Nota sobre Bourgelatia diducta, *Oesophagostomum longicaudum* et *Globocephalus urosululatus* (Nematoda, Strongylidae) em suíno de Minas Gerais, Brasil. *Archos Esc. Sup. Vet. Est. Minas Gerais*, 18, 53-7.
- DIAOURÉ (A.), 1964. — Strongylides parasites de mammifères du Congo-Brazzaville. *Annls. Parasit. Hum. Comp.*, 39, 3, 243-84.
- DUNN (A. M.) et JACOBS (D. E.), 1966. — Records of pig helminths in Great Britain and Denmark. *Vet. Rec.*, 79, 5, 156.
- EUZEBY (J.), 1963. — *Les maladies vermineuses des animaux domestiques*. T. I: Maladies dues aux Nematelminthes, Fasc. 2. Vigot frères, Paris, 319-325.
- GOODEY (T.), 1924. — The anatomy of *Oesophagostomum dentatum*, a Nematode parasite of the pig, with observations on the structure and biology of free-living larvae. *J. Helminth.*, 2, 1, 1-14.
- , 1925. — *Oesophagostomum longicaudum*, n. sp. from the pig of New Guinea. *J. Helminth.*, 3, 1, 45-50.
- GRABER (M.), 1968. — Helminthes et Helminthiases. Bilan d'activité. *Rap. Ann. Lab. Farcha, Tchad*, 1967, 51-52.
- , RAYNAUD (J.-P.), et EUZEBY (J.), 1970. — Les Oesophagostomes du porc en France. *Bull. Soc. Sci. Vet. Med. Comp. Lyon*, 72, 425-41.

- HAUPT (W.), 1966. — Ein Beitrag zur Morphologie der Knötchenwürmer des Hausschweines ihrer Eier sowie der dritten invasionstüchtigen Larvenstadien. *Arch. Exp. Vet. Med.*, 20, 701-11.
- HENRY (A.) et JOYEUX (Ch.), 1920. — Contribution à l'étude de la faune helminthologique de la Haute-Guinée française. *Bull. Soc. Path. Exot.*, 12, 3, 177-82.
- IKEME (M. M.), 1970. — Pig parasites of Nigeria with emphasis on the local breed. *Vet. Rec.*, 86, 644.
- JACOBS (D. E.) et DUNN (A. M.), 1968. — The epidemiology of porcine oesophagostomiasis. *Nord. Vet. Med.*, 20, 257-66.
- et —, 1969. — Helminths of Scottish pigs, occurrence age, incidences and seasonal variations. *J. helminth.*, 43, 327-40.
- KOTLAN (A.) 1948. — Studies on the life history and pathological significance of *Oesophagostomum* Spp. of domestic pig. *Acta Vet. Hung.*, 1, 1, 14-29.
- KOUNO (I.) et NIIMI (D.), 1953. — On species of nodular worms of swine in Japan. *Bull. Fac. Agric. Kagoshima Univ.*, n° 2, 167-71.
- K'UNG (F. Y.), 1959. — The validity of *Oesophagostomum ksiungi*, Ling, 1959 and a description of a new Nematode genus (en Chinois). *Acta Zool. Sin.*, 11, 4, 507-8.
- LE ROUX (P.-L.), 1940. — On the division of the genus *Oesophagostomum*, Molin, 1861, into subgenera and the creation of a new genus for the Oesophagostomes of the Wart-hog. *J. Helminth.*, 18, 1, 1, 1-20.
- LING (M. T.), 1959. — On a new species of *Oesophagostomum* (Nematoda, Trichonematidae) from pigs in Chekiang (en Chinois). *Acta Zool. Sin.*, 11, 1, 24-28.
- LIZCANO HERRERA (J.), 1958. — Contribucion al conocimiento de los *Oesophagostomum* del cerdo *O. dentatum* (Rudolphi, 1803), *O. granatensis*, nov. species y *O. Longicaudum* (Goodey, 1925). *Revta. Ibér. Parasit.*, 18, 3, 221-6.
- MAPLESTONE (P. A.), 1930. — Nematode parasites of pigs in Bengal. *Rec. Indian Mus.*, 32, 2, 77-105.
- MARCONI (G.), 1901. — *Rif. Vet.*, 4, 3-26.
- MIKACIC (D.), 1937. — Entoparaziticka fauna zaklanih, ugienulih svinja. *Vet. Arch.* 7, 401-13.
- MOREL (P.-C.), 1959. — Les Helminthes des animaux domestiques de l'Afrique occidentale. *Rev. Elev. Med. Vet. Pays Trop.*, 12, 2, 184.
- NICKEL (E. A.) et HAUPT (W.), 1964. — Course and effects of experimental nodular worm invasion in pigs. *Berl. Munch. Tierärztl. Wschr.*, 77, 193-212.
- POISSON (H.), 1934. — Les Helminthes du porc à Madagascar. *Rec. Med. Vet. Exot.*, 7, 1, 10-15.
- POPOVA (T. I.), 1958. — Strongyloidei zivotnyh i celoveka Trichonematidy (en russe). *Osnovy Nematologii*, 7, S.S.S.R. Moskva.
- PROGREBNIYAK (L. P.), 1962. — Themorphology of the larval stages of *Oesophagostomum dentatum* from pigs (en russe). *Dopov. Akad Nauk. UKR.R.S.R.*, 1, 128-130.
- RAILLET (A.), HENRY (A.) et BAUCHE (J.), 1919. — Un nouveau Strongylide du porc. *Bull. Soc. Path. Exot.*, 12, 6, 324-32.

- RESTANI (R.), 1969. — Preliminary investigations on the distribution of gastro-intestinal Nematodes of swine in Italy. *Veterinaria Ital.*, 20, 278-91.
- ROUND (M. C.) 1962. — The Helminth parasites of domesticated animals in Kenya. *J. Helminth.*, 36, 375-449.
- SCHMEER (K. H.), 1958. — *Oesophagostomum longicaudum*, ein neuer Parasit des Schweines in Deutschland. *Vet. Diss.* Berlin-Dahlem.
- SCHWARTZ (B.), 1926. — Geographical distribution of *Oesophagostomum longicaudum*. *Parasit.*, 12, 2, 113.
- , 1927. — Probable identity of *Oesophagostomum longicaudum* and *Oesophagostomum dentatum*. *Parasit.*, 13, 84.
- , 1930. — Two new species of nodular worm (*Oesophagostomum*) parasitic in the intestine of domestic swine. *J. Agric. Res.*, 40, 6, 517-522.
- , 1931. — Nodular worm infestation of domestic swine. *Vet. Med.*, 26, 10, 411-15.
- SERRANO (F. M.), 1962. — Fauna helminthologica dos animais domesticos de Angola. *Anais. Serv. Vet. Angola*, n° 20, 51-91.
- SPINDLER (L. A.), 1933 (a). — Field studies of the larvae of nodular worm of swine with suggestions for control. *N. Am. Vet.*, 14, 11, 37-44.
- , 1933 (b). — Development of the nodular worm *Oesophagostomum longicaudum* in the pig. *J. Agric. Res.*, 46, 6, 531-42.
- SUPPERER (R.), 1955. — Die Parasiten des Schweine-diagnose, Pathogenität, volkswirtschaftliche Bedeutung, Bekämpfung. *Wien. Tierärztl. Mschr.*, 12, 215-35.
- TAFFS (L. F.), and ALICATA, 1967. — *Oesophagostomum quadrispinulatum* in pigs in England.
- VAN VOLKENBERG (H. L.), 1936. — Parasites and parasitic diseases of swine in Puerto-Rico. *Bull. Porto-Rico Agric. Exp. Stn, Insular Stn : Rio Piedras*, N° 38, 14 pp.
- ZAKHRYALOV (Y. N.), 1956. — Suppléments to the description of certain Helminths of pigs. *Trudy Inst. Zool. Alma-Ata*, 5, 112-19.
-