Développement larvaire de *Dracunculus doi* (*Nematoda*), parasite d'un Serpent malgache, et description de la femelle (1)

par C. VAUCHER et O. BAIN

Institut de Zoologie, Université de Neuchâtel, Suisse
Laboratoire de Zoologie (Vers) associé au C.N.R.S. (P^r A.-G. CHABAUD)
Muséum national d'Histoire naturelle, 57, rue Cuvier, F 75005 Paris

Résumé

La femelle de *Dracunculus doi* est décrite ; le développement larvaire est étudié : les premières formes infestantes apparaissent le 13^e jour chez les Cyclops et deux mâles ont été récoltés le 4^e mois chez un Python infesté expérimentalement. La validité de l'espèce *D. doi* est confirmée par la stabilité de la morphologie des spécimens malgaches et par l'existence de caractères larvaires qui différencient cette espèce d'autres *Dracunculus* de Reptiles. Nous montrons en outre que le mésenchyme des *Camallanoidea* est mis en place pendant le premier stade à partir d'une cellule initiale, comme chez les *Spiruroidea* et *Filarioidea*.

Summary

A description of the female of *Dracunculus doi* is given ; the larval development is studied : the first infective forms are found in the Cyclops at day 13 and two males were collected from an experimentally infected Python during the fourth month. The validity of the species *D. doi* is confirmed by the stability of the morphology in the malagasian specimens and by the larval characteristics which differentiate this species from other Reptilian *Dracunculus*. Similarly to the *Spiruroidea* and *Filarioidea* the mesenchyme of the *Camallanoidea* is also shown to evolve from a single initial cell during the first stage.

(1) Les recherches ont bénéficié du soutien financier de l'Organisation Mondiale de la Santé.

Un *Sanzinia madagascariensis* D. et B. (Serpent Boidé) mort au Vivarium du Jardin des Plantes (1) est parasité par de nombreux exemplaires de *Dracunculus doi* Chabaud, 1960. Une femelle entière, deux longs fragments postérieurs de femelle, des mâles (2) et des femelles juvéniles sont récoltés et fixés. De très nombreuses larves sont recueillies et conservées vivantes dans l'eau, à 10°, pour effectuer le cycle.

Nous décrivons ici la femelle, qui n'était pas connue, et le développement larvaire chez des *Cyclops*.

I. — Description de la femelle.

1. FEMELLE JUVÉNILE (fig. 1).

La cuticule céphalique est épaissie en surface, mais ne forme pas de renforcement cuticulaire autour de l'œsophage. La bouche est grande, suivie par une capsule buccale très courte (4 à 5 μ de haut). La disposition des papilles de la tête est indiquée sur la figure 1 B. Les deirides ne sont pas saillantes (fig. 1 F). L'œsophage est très long et épais (fig. 1 E). La vulve a une petite ouverture ronde; le vagin est rectiligne; deux branches utérines y débouchent (fig. 1 G). La queue est recourbée vers la face ventrale; l'extrémité caudale porte des petits lobes arrondis (fig. 1 H et I).

Dimensions: corps long de 45 mm et large de 370 μ , anneau nerveux, pore excréteur et deirides respectivement à 745 μ , 745 μ et 790 μ ; œsophage musculaire long de 325 μ et œsophage total long de 1 750 μ ; vulve à 9 600 μ de l'extrémité postérieure; vagin long de 320 μ ; queue longue de 350 μ .

2. FEMELLE GRAVIDE (fig. 2).

L'armature cuticulaire céphalique est plus complexe que chez la femelle juvénile; une couronne saillante porte les six papilles labiales internes; le bord interne de cette couronne s'invagine pour former un revêtement cuticulaire périœsophagien (en coupe transversale optique il a l'aspect d'un cadre pentagonal) (fig. 2 B, C, E, G). Les papilles de la tête ont la même disposition que chez la femelle juvénile. La cuticule péri-buccale est légèrement ponctuée et présente deux plis latéraux (fig. 2 F); la bouche est grande. La lumière œsophagienne a une section sinueuse (fig. 2 G); la jonction œsophage-intestin n'a pas été observée. Vulve non visible. La queue est recourbée ventralement, comme chez la femelle juvénile, mais l'extrémité caudale est presque lisse (fig. 2 H).

Dimensions: corps long de 348 mm et large de 900 μ ; anneau nerveux et deirides respectivement à 1 650 et 1 930 μ de l'apex; œsophage musculaire long de 620 μ ; queue longue 870 μ .

(1) Nous remercions M^{lle} Françoise Letellier de nous avoir remis ce Serpent pour en étudier les parasites.

(2) Les mâles récoltés chez ce Serpent ont une morphologie identique à celle du spécimen décrit par Chabaud en 1960, chez *Acrantophis madagascariensis* (voir par exemple la disposition des papilles cloacales, fig. 7 B). Ceci indique bien que ces caractères ont une excellente valeur spécifique. La mise en synonymie des *Dracunculus* des Reptiles du monde entier proposée par Mirza (1957) et adoptée par Ivashkin et coll. sur une simple analyse de documents bibliographiques, apparaît donc comme totalement injustifiée.

FIG. 1. — Femelle juvénile ; A : région antérieure, vue latérale droite ; B : tête, vue apicale ; C : région buccale et début de l'œsophage, vue apicale ; D : tête, vue médiane ; E : jonction œsophage-intestin ; F : deiride, vue latérale ; G : région vaginale, vue latérale ; H : extrémité caudale, vue latérale ; I : queue, vue latérale. (A, G, E, I : éch. 200 μ ; B, D, F : éch. 100 μ ; C, H : éch. 30 μ)

II. — Développement larvaire.

1. INFESTATION EXPÉRIMENTALE DES CYCLOPS.

Des Copépodes (*Cyclops sternuus* Fischer, 1851) (3) récoltés au Jardin des Plantes (lots 118 NJ et 120 NJ) et au Parc de Sceaux (Hauts-de-Seine) (lots 124 NJ et 136 NJ) sont infestés par les larves. Les infestations expérimentales ont lieu respectivement 1 jour, 2 jours, 7 jours et 15 jours après la récolte des larves. A 10° celles-ci gardent donc leur pouvoir infestant pendant deux semaines au moins. L'infestation expérimentale des Copépodes est très facile : des larves sont placées dans le bac d'élevage des Crustacés ; 45 minutes plus tard, quelques Copépodes ont déjà absorbé des larves ; après deux heures, la plupart ont avalé 1-3 larves, bien visibles par transparence dans le tube digestif de l'hôte. Un jour après l'infestation, elles sont passées dans la cavité générale. Les nauplius, métanauplius, copépodites et Copépodes adultes s'infestent expérimentalement avec la même facilité. Le nombre maximum de larves récoltées au cours des dissections ultérieures est de 17 pour le stade I, 5 pour les larves en mue II et 4 pour le stade III.

2. ALLURE DU DÉVELOPPEMENT.

A la température de 22-25 °C, les premières formes infestantes apparaissent le 13^e jour ; les premières mues II ont été observées le 8^e jour, les mues II les plus tardives étant notées le 20^e jour. La mue I n'a pas été observée et cette phase, ainsi que le stade II, semble être particulièrement fugace : en effet, des Copépodes ont été disséqués quotidiennement les 9 premiers jours, puis tous les deux jours jusqu'au 20^e jour et nous n'avons jamais observé que des stades I, des larves en mue II ou des larves III.

3. ETUDE MORPHOLOGIQUE.

A. Larve fraîchement émise (fig. 3 A).

La tête porte un petit crochet dorsal, deux amphides volumineuses, 4 papilles céphaliques et 6 papilles labiales (fig. 4 C) groupées deux à deux. Un court pharynx précède l'œsophage qui est divisé en une courte zone antérieure striée transversalement et une zone postérieure granuleuse. La lumière de l'œsophage est irrégulièrement dilatée. L'anneau nerveux est à la hauteur du pore excréteur. Le canalicule excréteur, enroulé sur lui-même, prolonge antérieurement la grosse cellule excrétrice. Le sac intestinal, à parois minces, est partiellement rempli de granulations réfringentes. La zone rectale a encore une structure imprécise. Les phasmides ont une ouverture en fente transversale.

(3) Nous remercions M. Dussart qui a eu l'amabilité de déterminer l'espèce.

Fig. 2. — Femelle gravide ; A : région antérieure, vue médiane ; B : tête, vue médiane ; C : *idem*, vue apicale ; D et E, respectivement détail des papilles labiales ventrales et des papilles labiales externes et céphaliques latéro-ventrales ; F : détail de la région buccale, vue apicale ; G : coupe transversale optique au niveau de l'œsophage ; H : queue, vue latérale gauche ; I : extrémité caudale, vue ventrale. (A, H, I : éch. 500 μ ; B, F, G : éch. 100 μ ; C : éch. 200 μ ; D et E : éch. 50 μ)

Dimensions : longueur 370 μ ; diamètre 15 μ ; pharynx 4 μ ; zone antérieure striée de l'œsophage 23 μ , zone postérieure granuleuse 58 μ , pore excréteur et cellule excrétrice situés respectivement à 62 μ et 85 μ de l'apex ; intestin long de 145 μ ; queue longue de 132 μ .

FIG. 3. — A : larve à l'éclosion, vue latérale droite ; B à E, larves de 5 ou 6 jours, chez le *Cyclops* ; B : R₁ non divisé ; C : cellules filles de R₁ ; D : 8 cellules filles de R₁ ; E : cordons mésenchymateux issus de R₁ (les 2 cordons du flanc droit sont seuls représentés)

B. Stade I (fig. 4).

Dès le 1^{er} jour apparaît une grosse cellule située près de la région postérieure de l'intestin, sur la face ventrale ; sa situation et son évolution ultérieure (cf. paragraphe ci-dessous) montrent qu'il s'agit en fait de la cellule R_1 que nous avons identifiée chez les *Spirurina* à une initiale du mésenchyme ; au 3^e jour, la région rectale est bien visible : tube rectal distal, 3 glandes rectales proximales (R_2 , R_3 , R_4) au cytoplasme granuleux, et court prérectum binucléé.

Le reste de la morphologie varie peu : le canal excréteur se déroule ; les striations transversales de la région antérieure de l'œsophage sont plus nettes ; le bulbe est mieux marqué ; la paroi intestinale s'épaissit et la masse contenue dans le sac intestinal persiste. Le tube rectal renferme une petite masse réfringente. A la fin du premier stade (larve âgée de 7 jours), 3 gros noyaux œsophagiens (2 latéro-ventraux et 1 dorsal) apparaissent dans la région postérieure de l'œsophage.

Dimensions : à 3 jours : longueur 380-390 μ ; diamètre 16 μ ; pharynx 4 μ ; pore excréteur et cellule excrétrice situés respectivement à 65 μ et 105 μ de l'apex ; œsophage 105 μ ; cellule R_1 à 45 μ en avant du pore anal.

A 7 jours (cellule R_1 divisée en 4 cellules-filles) : longueur 420 μ ; diamètre 20 μ , pharynx 4 μ ; pore excréteur et cellule excrétrice situés respectivement à 115 μ et 150 μ de l'apex. Œsophage 108 μ .

Evolution de la cellule R_1 (fig. 3 B à E).

Chez des larves âgées de 6 jours, à développement tardif, nous avons observé la division de la cellule R_1 en 4 cellules-filles (2 latéro-ventrales et 2 latéro-dorsales) ; chez un spécimen, les deux cellules du flanc droit sont encore soudées (fig. 3 C). Chez certains spécimens, ces 4 cellules se sont à nouveau divisées pour former 4 paires de cellules dans les axes latéro-ventraux et latéro-dorsaux (fig. 3 D). Chez une larve plus âgée (par exemple un stade I de 9 jours), les 4 cordons mésenchymateux sont mis en place (fig. 3 E).

C. Larve en Mue II (fig. 5).

La région antérieure de la larve représentée sur la figure 5 est au stade II tandis que la région caudale a déjà mué. Le stade II semble avoir une capsule buccale large. La queue est effilée, mais dépourvue du long filament terminal du stade I. Le reste de l'organisation ne diffère pas sensiblement de celle du stade I ; l'ébauche génitale est formée de 4 cellules.

Dimensions d'une larve en mue II âgée de 9 jours : longueur 515 μ ; diamètre 18 μ ; pharynx 5 μ ; anneau nerveux, pore excréteur et cellule excrétrice situés respectivement à 78, 102 et 142 μ de l'apex ; ébauche génitale à 110 μ en avant de l'anus ; queue 60 μ (larve), 78 μ (mue II).

D. Larve infestante (fig. 6).

Corps orné de deux ailes latérales commençant au niveau de l'anneau nerveux et finissant à mi-hauteur de la queue. La tête porte deux amphides, 4 papilles céphali-

FIG. 4. — A: région antérieure d'une larve I de 2 jours, vue latérale droite; B: *idem.*, larve I de 7 jours; C: tête d'un stade I à l'éclosion, vue apicale; D: tête d'un stade II, vue apicale (A et B, éch. 20 pr; C et D, éch. 10 pr)

FIG. 5. — Larve de 9 jours au stade II

quies qui semblent dédoublées et 6 papilles labiales très exiguës. Il n'y a pas de capsule buccale. L'œsophage possède 3 glandes œsophagiennes uninucléées au cytoplasme granuleux ; un de ces noyaux peut cependant se diviser une fois (probablement le noyau dorsal). La paroi de l'intestin est épaisse et chargée de gouttelettes de graisse. La lumière intestinale est vide et communique avec la lumière rectale. Les phas-mides sont réduites et situées un peu en avant du pore anal. La queue se termine par une pointe fourchue.

Dimensions : corps long de 600 μ et large de 18 μ ; anneau nerveux, pore excréteur et cellule excrétrice respectivement à 90 μ , 104 μ et 155 μ de l'apex ; début de l'aile latérale à 78 μ de l'apex et fin de l'aile latérale à 38 μ de l'extrémité caudale ; intestin long de 115 μ ; queue longue de 67 μ ; ébauche génitale à 460 μ de l'apex.

4. INFESTATION DE L'HÔTE DÉFINITIF.

Un Python royal, *Python rejus* (169 NJ) ingère 19 larves infestantes recueillies à la dissection de plusieurs *Cyclops*. Le Python est disséqué 4 mois plus tard ; 2 σ sont récoltés sous la peau, au-dessus des côtes, à la hauteur du foie. Un des σ est conservé vivant pour des travaux immunologiques, l'autre est étudié : il a une longueur normale (35,5 mm) ; la queue est longue de 320 μ et a une morphologie très atypique : les papilles ne sont pas nettes, en nombre réduit et disposées asymétriquement ; il n'y a qu'un spicule, long de 420 μ ; le gubernaculum est peu cuticularisé et plus court (70 μ de long) que chez le spécimen-type (fig. 7 C et D).

Conclusions

1) Le développement larvaire de *D. doi* chez le *Cyclops* est comparable aux trois autres cycles connus dans le genre : cycles de *D. medinensis* (L., 1758), étudié par de nombreux auteurs (voir Moorthy, 1938 et Muller, 1971), de *D. ophidensis* Brackett, 1938 et de *D. oesophageus* (Polonio, 1859), ces deux derniers parasites de Reptiles, effectués respectivement par Brackett (1938) et Desportes (1938). Chez les quatre espèces, le stade I dure 10 à 12 jours, le stade II est fugace, les larves sont infestantes en 15 jours environ ; la larve à l'éclosion a un long filament caudal et de grandes phas-mides ; de plus, Moorthy, Desportes et nous-mêmes avons observé chez ce stade une dent céphalique dont la position semble être régulièrement dorsale ; l'extrémité caudale de la forme infestante est encochée ou lobée.

Malgré cette homogénéité, la comparaison entre les formes larvaires de *D. doi* et celles de *D. oesophageus* montrent des caractères distinctifs qui viennent confirmer la pluralité des espèces de *Dracunculus* chez les Reptiles des diverses régions du monde : chez *D. doi*, la larve à l'éclosion mesure 370 μ dont 240 μ de la tête à l'anus, et la larve infestante a une extrémité caudale avec une encoche médiane, tandis que chez *D. oesophageus*, la larve à l'éclosion a un corps et un filament caudal plus grands (corps long de 475 μ dont 300 μ de la tête à l'anus) et la larve infestante a une extrémité caudale quadrilobée.

FIG. 6. — Forme infestante ; A : région antérieure, vue latérale gauche ; B et C : région caudale, en vue latérale et en vue médiane ; D : ébauche génitale au niveau de l'intestin

FIG. 7. — ♂ récolté chez *Sanzinia*; A: tête en vue apicale; B: région caudale en vue ventrale. ♂ tératologique récolté chez *Python*; C: le spicule et le gubernaculum (l'aspect sinueux du spicule est dû aux manipulations); D: région caudale en vue ventrale. (A: éch. 50 µ; B: éch. 200 µ; C et D: éch. 100 µ)

2) Le développement de *D. doi* chez le Python est également comparable aux données de Breckett (1938) chez *D. ophidensis* et d'Onabamiro (1956) et Muller (1971) chez *D. medinensis* : les mâles sont adultes en 3 à 4 mois.

La récolte de ♀ juvéniles de *D. doi* chez le *Sanzinia* du Vivarium montre que la croissance de la ♀ durant le stade V est considérable (1 jeune ♀ mesure 45 mm et 1 ♀ gravisée mesure 348 mm de long) ; Brackett (1938) observait la même croissance chez *D. ophidensis* (♀ de 4 mois et ♀ gravides, longues respectivement de 25 et 250 mm). Nous avons observé en outre chez *D. doi* des modifications morphologiques de la tête de la ♀ au cours de sa croissance : le renforcement cuticulaire de la tête s'épaissit ; les papilles labiales internes finissent par être situées sur des mamelons ; un cône cuticulaire périœsophagien, en continuité avec le bouclier céphalique, se forme. Les papilles labiales internes, ventrales et dorsales sont par contre soudées dans le plan médian dès le début du 5^e stade, tandis que chez *D. medinensis* (cf. Moorthy, 1937) cette fusion s'effectue au cours de la croissance de la ♀ (4).

3) L'étude du cycle de *D. doi* a montré que, chez les Camallanoidea, le mésenchyme était mis en place au cours du stade I à partir d'une cellule initiale de grande taille, située près de la face ventrale de l'intestin ; cette cellule est l'équivalent de la cellule R₁ des Spiruroidea et des Filarioidea (Bain, 1970 et Bain, sous presse).

Bibliographie

- BAIN (O.), 1970. — La cellule R₁ des microfilaires (Nemotoda), initiale du mésenchyme. *Ann. Parasitol. hum. et comp.*, 45, 227-235.
- , 1972. — Recherches sur la morphogène des Filaires chez l'hôte intermédiaire. *Ann. Parasitol. hum. et comp.*, 47, 251-303.
- BRACKETT (S.), 1938. — Description and life history of the nematode *Dracunculus ophidensis* n. sp., with a redescription of the genus. *J. Parasit.*, 24, 353-361.
- CHABAUD (A. G.), 1960. — Deux Nématodes parasites de Serpents malgaches. *Mém. Inst. Soc. Madag.*, 14, 95-103.
- DESPORTES (C.), 1938. — *Filaria æsophaga* Polonio 1859, parasite de la couleuvre d'Italie, est un *Dracunculus* très voisin de la Filare de Médine. *Ann. Parasitol. hum. et comp.*, 16, 305-326.
- IVASCHKIN (V. M.), SOBOLEV (A. A.) et KHROMOVA (L. A.), 1971. — Camallanati. *Osnovi Nemato.*, 22, 388 pp.
- IVASCHKIN (V. M.), SOBOLEV (A. A.) et KHROMOVA (L. A.), 1971. — Camallanati. *Osnovi Nemato.*, 22, 388 pp.

(4) Parmi les ♂ de *D. doi*, il existe des spécimens chez lesquels ces papilles sont soudées (fig. 7 A) et d'autres chez lesquels seules les papilles dorsales sont soudées (Chabaud, 1960).

- MIRZA (M. B.), 1957. — On *Dracunculus* Reichard, 1759, and its species. *Z. f. Parasitenk.*, 18, 44-47.
- MOORTHY (V. N.), 1937. — A redescription of *Dracunculus medinensis*. *J. Parasit.*, 23, 220-224.
- , 1938. — Observations on the development of *Dracunculus medinensis* larvae in *Cyclops*. *Am. J. Hyg.*, 27, 437-460.
- MULLER (R.), 1971. — *Dracunculus* and *Dracunculiasis*. *Advances in Parasit.*, 9, 73-151.
- ONABAMIRO (S. D.), 1956. — The early stages on the development of *Dracunculus medinensis* (Linnaeus) in the mammalian host. *Ann. Trop. Med. Parasit.*, 50, 157-166.
-