Anomotaenia brevis (Clerc, 1902) Fuhrmann, 1908
Cestode Cyclophyllide, parasite de *Leptothorax nylanderi*
(Forster) Hyménoptère, Formicidé

par C. GABRION *, L. PLATEAUX ** et C. QUENTIN ***

(avec l'aide technique de M^{lle} F. BARCELO)

* Laboratoire de Parasitologie comparée, U.S.T.L., F 34060 Montpellier Cedex
et Laboratoire d'Histologie et d'Embryologie, Faculté de Médecine, F 34000 Montpellier

** Laboratoire d'Evolution, 105, boulevard Raspail, F 75006 Paris Cedex

*** Muséum national d'Histoire naturelle, 43, rue Cuvier, F 57231 Paris Cedex 05.

Résumé.

L'étude approfondie des larves cysticercoïdes présentes dans l'abdomen de *Leptothorax nylanderi* (Formicidae) nous permet de confirmer l'appartenance du Cestode aux Dilepididae.

La structure du cysticercoïde au microscope optique et au microscope électronique se révèle identique à celle d'un autre Dilepididae, *Anomotaenia constricta*. Enfin, l'étude du scolex nous permet de rapporter cette larve à *A. brevis*, observé à l'état adulte chez *Dendrocopos major*, *D. minor* et *Garrulus infaustus*.

L'infestation de *L. nylanderi* par *A. brevis* a lieu pendant la vie larvaire de la Fourmi. La présence du Cestode détermine chez la Fourmi adulte une profonde altération des caractères morphologiques de l'espèce et une modification de la physiologie et du comportement des animaux parasités.

Nous discutons du mode d'action du parasite sur les larves de *L. nylanderi*.

Summary.

Anomotaenia brevis (Clerc, 1902) Fuhrmann, 1908, Cestoda Cyclophyllidae, parasite of *Leptothorax nylanderi* (Forster), Hymenopterous, Formicidae.

Cysticercoïds recovered from hemocoel of the ant *Leptothorax nylanderi* are examined by light and electron microscopy. This examination proves that the Cestode is

a Dilepididae. The structure of the cysticercoïds is the same that another Dilepididae, *Anomotaenia constricta*. The cysticercoïds observed are those of *A. brevis*, parasite of three species of birds, *Dendrocopos major*, *D. minor* and *Garrulus infaustus*.

The contamination of *L. nylanderi* by *A. brevis* occurs before metamorphosis of the Ant. The adults of *L. nylanderi* infested by *A. brevis* cysticercoïds are morphologically different from the others; their physiology and behaviour are also different.

The mechanisms of the parasitic action on the larval stages of *L. nylanderi* are discussed.

Jusqu'à une date récente, les seuls Cestodes larvaires connus, parasites de fourmis, appartenaient à la famille des *Davaineidae*. Ces cysticercoïdes ne provoquent aucune modification dans la morphologie ou le comportement de leur hôte, à l'exception de ceux de *Raillietina urogalli*, qui déterminent chez deux espèces de fourmis, *Myrmica rubra* et *M. scabrinodis* des changements de pigmentation (Muir, 1954).

Au cours de recherches sur le polymorphisme social de la Fourmi, *Leptothorax nylanderi* (Förster), l'un de nous a noté la présence de stades larvaires de Cestodes dans l'abdomen de certains individus et montré que les parasites sont à l'origine de modifications importantes dans la morphologie et le comportement des fourmis (Plateaux, 1972).

Dès les premières observations, la structure de ces larves s'est révélée différente de celles décrites jusqu'alors pour les Cestodes larvaires parasites de fourmis.

Nous avons entrepris l'étude approfondie de cette forme larvaire afin, d'une part, de déterminer l'espèce de Cestode à laquelle elle appartient, d'autre part, de préciser sa structure.

Matériel et méthodes

Les *Leptothorax nylanderi* parasitées proviennent de la colonie D 200 A, récoltée dans la région parisienne à Jouy-en-Josas (bois de l'Homme mort), le 21 avril 1975.

Les cysticercoïdes retirés par dissection des Insectes, ont été étudiés et photographiés sur le vivant. Les mesures des crochets du rostre ont été obtenues après éclaircissement à la gomme au choral, selon Berlèse.

Des abdomens de fourmis parasitées ont été prélevés, avec les Cestodes, et fixés au Bouin. Après inclusion à la paraffine, des coupes ont été réalisées pour l'étude des relations hôte-parasite.

Les larves destinées à la microscopie électronique ont été fixées par immersion dans du glutaraldehyde à 4 % dans un tampon cacodylate 0,1 M à pH 7,4 pendant des temps compris entre 4 et 16 heures. Après un rinçage prolongé dans le tampon cacodylate, les pièces ont été post-fixées au tétroxyde d'osmium à 1 % dans un tampon véronal à pH 7,5. Elles ont ensuite été déshydratées à l'éthanol et incluses dans l'araldite selon les méthodes classiques. Les coupes semi-fines et fines ont été

réalisées à l'ultramicrotome Reichert OmU₂. Les premières ont été colorées au bleu de toluidine boracique, les secondes, contrastées à l'acétate d'uranyle et au citrate de plomb.

L'observation des coupes fines a été réalisée au microscope électronique Philips EM 200.

Mode d'infestation et durée de la vie de la larve cysticercoïde (1)

Les fourmis s'infestent pendant leur vie larvaire ; en effet, bien que nous n'ayons pu assister à l'absorption par des larves, de proglottis de Cestodes contenant les œufs embryonnés, l'un de nous a observé, à plusieurs reprises, des nymphes mâles, reines et ouvrières de *L. nylanderi* parasitées. Les fourmis avaient donc ingéré les œufs du Cestode pendant leur vie larvaire. De nombreux auteurs avaient déjà signalé ce mode d'infestation chez les fourmis parasitées par des Cyclophyllidae du genre *Raillietina* (Horsfall, 1938 ; Reid et Nugara, 1961 ; Bartel, 1965).

D'autre part, les larves de *Leptothorax* pourraient être les seules à s'infester. En effet, nous n'avons jamais observé de cysticercoïdes en voie de formation chez les fourmis adultes. Ceux observés chez les nymphes étaient déjà très évolués et ne différaient de ceux observés chez l'adulte que par la taille, légèrement inférieure (0,1 à 0,15 μ m). Des essais d'infestation de fourmis adultes par des Cestodes du genre *Raillietina* ont d'ailleurs été tentés sans résultat par Horsfall (1938) et par Sawada (1959 a et b) avec des adultes de *Euponera solitaria*.

Ainsi, contrairement à ce qui se passe dans les autres groupes d'Insectes, chez les fourmis, il semble bien que ce soit les larves et elles seules qui ingèrent les œufs du Cestode.

Il nous est encore impossible de reconnaître dans une fourmilière les larves de *Leptothorax* parasitées, les modifications morphologiques n'apparaissant que chez la nymphe. C'est la raison pour laquelle nous n'avons pu établir la durée du développement du parasite, ni la morphologie des stades intermédiaires. Néanmoins, l'observation des nymphes parasitées montre qu'à ce stade, le développement du Cestode n'est pas achevé.

Enfin, la durée de vie du cysticercoïde chez la Fourmi adulte est importante. L'un de nous a pu conserver des ouvrières parasitées pendant plus de trois ans. Mais il reste à savoir si le Cestode conserve son pouvoir infestant pendant toute cette période. En effet, d'après Reid et Nugara (1961), chez les fourmis, les cysticercoïdes âgées de *Raillietina* présenteraient des figures de dégénérescence.

(1) Le terme de *larve cysticercoïde* est utilisé dans un sens très large, par opposition à *larve cysticerque* pour indiquer le type d'évolution.

Nous réservons le terme de *cysticercoïde* à l'ensemble : parois de la vésicule cystique — métacestode, à l'exclusion du cercomère et de l'enveloppe larvaire, ces deux formations pouvant être absentes dans d'autres groupes.

Localisation

La larve cysticercoïde apparaît comme une sphère blanchâtre ou jaunâtre de 260 μm de diamètre, appendue à la paroi du tube digestif, en arrière du gésier (il s'agit du deuxième renflement du tube digestif, faisant suite au jabot et de dimensions plus réduites).

Elle forme hernie dans la cavité abdominale et se trouve isolée de l'hémocoelée par une formation anhiste provenant de la paroi du tube digestif de la Fourmi.

Le nombre de Cestodes par *Leptothorax* est variable, de 1 à 15, mais peut être plus élevé ; on a pu en compter jusqu'à 38 dans une même Fourmi.

Étude de la larve cysticercoïde

A l'intérieur de la « capsule réactionnelle » de l'hôte, la larve du Cestode est protégée par une enveloppe à l'intérieur de laquelle s'effectue le développement. Dans les larves observées chez les fourmis adultes (fig. 1 et 3) de nombreux follicules sphériques occupent l'espace compris entre l'enveloppe larvaire et le cysticercoïde. Chaque follicule, qui mesure entre 50 et 100 μm de diamètre est constitué par un petit nombre de cellules qui délimitent, au centre, une cavité réduite. Ces formations baignent dans une substance amorphe.

Le cysticercoïde dégagé de l'enveloppe larvaire a une forme ovale et mesure 230-250 μm de long et 130-150 μm de large (fig. 4).

Les parois de la vésicule cystique enveloppent complètement le métacestode. Le pore antérieur n'est pas obturé et met en communication la cavité d'invagination avec la substance amorphe qui entoure le cysticercoïde et dans laquelle baignent les follicules. Les corpuscules calcaires, peu nombreux, sont situés dans la paroi cystique interne, à la base du métacestode et autour du pore antérieur (fig. 1 et 3).

Le métacestode, profondément enfoncé à l'intérieur de la cavité d'invagination est relié à la paroi cystique interne, par un cou très court.

Le scolex mesure 115-120 μm de longueur et 90 μm de largeur. Il présente quatre ventouses ovales, très développées de 50 à 70 μm de diamètre.

Le rostre (40 μm de long et 35 μm de large) est armé de 17 à 22 crochets, disposés en deux couronnes alternées de 8 à 11 crochets. Les crochets du premier cercle mesurent 25 μm de longueur en moyenne, ceux de la seconde couronne 22 μm . Dans les deux types de crochets, la garde est située approximativement à mi-distance de l'extrémité du manche et de la lame (fig. 2 et 5).

La structure de cette larve, caractérisée par la présence de nombreux follicules pluricellulaires entre le cysticercoïde et l'enveloppe larvaire, rappelle celle déjà décrite

FIG. 1. — Larve cysticercoïde d'*Anomotaenia brevis* (Clerc, 1902) Fuhrmann, 1908. — *Cav. inv.* : cavité d'invagination ; *C.c.* : Corpuscule calcaire ; *Cr.* : Crochet ; *Env. larv.* : Enveloppe larvaire ; *Fol. cerq.* : Follicule du cercomère ; *M. an.* : Matériel anhiste ; *Par. cyst. ext.* : Paroi cystique externe ; *Par. cyst. int.* : Paroi cystique interne ; *R.* : Rostre ; *Sc.* : Scolex ; *V.* : Ventouse ; *Ves. cyst. I* : Vésicule cystique I.

FIG. 2. — Couronne de crochets du rostre.

FIG. 1

FIG. 2

FIG. 7. — Diagramme de la structure de la larve cysticercoïde. — *Env. larv.* : Enveloppe larvaire ; *Fol. cer.* : Follicule du cercomère ; *Par. cyst. ext.* : Paroi cystique externe ; *Par. cyst. int.* : Paroi cystique interne.

← FIG. 3. — Larve cysticercoïde d'*A. brevis*. — *Env. larv.* : Enveloppe larvaire ; *Fol. cer.* : Follicule du cercomère ; *Sc.* : Scolex. FIG. 4. — Cysticercoïde dégagé de l'enveloppe larvaire. FIG. 5. — Couronne des crochets du rostre. FIG. 6. — Détail au microscope électronique de la structure du rostre. — *Cr.* : Crochet ; *F.m.* : Fibres musculaires ; *R.* : Rostre ; *Sc.* : Scolex ; *S.t.* : Syncytium tégumentaire.

FIG. 8. — Structure au microscope électronique d'un follicule du cercomère. — *Env. larv.*: Enveloppe larvaire; *Fol. cer.*: Follicule du cercomère; *M. an.*: Matériel anhiste; *Mv.*: Microvillosités. FIG. 9. — Détail de la capsule. — *Cap.*: Capsule; *Env. larv.*: Enveloppe larvaire. FIG. 10. — Détail de la région de contact entre un follicule du cercomère et la paroi cystique externe. — *Fol. cer.*: Follicule de cercomère; *Gx.*: Glycocalyx; *Mt.*: Microtriche; *Mv.*: Microvillosités; *Ves.*: Vésicules.

FIG. 11. — Relation entre le syncytium tégumentaire et la cellule tégumentaire. — *Ca. con.*: Canal de Connexion; *Mbr. bas.*: Membrane basale. FIG. 12. — Structure de la paroi cystique externe. — *F.c.*: Fibres conjonctives; *F.m.*: Fibres musculaires; *Gx.*: Glycocalyx; *M. an.*: Matériel anhiste; *Mt.*: Microtriche; *Par. cyst. ext.*: Paroi cystique externe; *S.t.*: Syncytium tégumentaire. FIG. 13. — Structure de la paroi cystique interne. Montage. — *Cel. teg.*: Cellule tégumentaire; *C.c.*: Corpuscule calcaire; *Par. cyst. int.*: Paroi cystique interne; *S.t.*: Syncytium tégumentaire; *Ves. cyst. I.*: Vésicule cystique I. FIG. 14. — Structure du tégument du métacestode. — *Cav. inv.*: Cavité d'invagination; *Cel. teg.*: Cellule tégumentaire; *Mt.*: Microtriche; *S.t.*: Syncytium tégumentaire.

chez *Anomotaenia constricta* (Gabrion, 1975). Bien que nous n'ayons pu observer la différenciation de ces formations, nous pensons que les follicules proviennent, comme dans le cas d'*A. constricta*, de la fragmentation du cercomère.

L'étude ultrastructurale des formations qui se succèdent de l'enveloppe larvaire au métacestode (fig. 7) ne fait que confirmer cette similitude entre la larve d'*A. constricta* et celle observée chez la Fourmi, *L. nylanderi*.

Dans les deux cas, les follicules du cercomère sont limités par un syncytium tégumentaire bordé vers l'extérieur de microvillosités, longues et fines, parfois ramifiées (fig. 8). Ces follicules baignent dans une substance amorphe dans laquelle on peut observer de nombreuses microvésicules. Au contact de l'enveloppe larvaire, ce matériel est plus dense aux électrons.

Le tégument de la paroi cystique externe est recouvert d'un important glycocalyx (fig. 10 et 12).

Le syncytium tégumentaire de la paroi cystique externe est bordé, à intervalle régulier, de microtriches en forme de bouton (« knob-like projection ») (fig. 10 et 12).

Dans le cas de la larve parasite de *Leptothorax*, la couche cytoplasmique constituant le tégument syncytial a une épaisseur de 0,76 μm ; elle est dense aux électrons et contient des corps rhabdomorphes identiques à ceux observés au même niveau chez *A. constricta*. La membrane basale qui limite le syncytium tégumentaire suit le contour des canaux de connexion qui relient le syncytium aux cellules tégumentaires sous-jacentes (fig. 11). Entre le syncytium et les cellules sous-tégumentaires, se succèdent une couche épaisse (2 μm) de fibres conjonctives et deux couches de fibres musculaires, circulaires et longitudinales. Comme chez *A. constricta*, les fibroblastes qui bordent la vésicule cystique primaire sont peu nombreux.

La paroi cystique interne (fig. 13) est mince (4 μm). Le syncytium tégumentaire est bordé de microtriches plus évoluées que celles de la paroi externe, mais encore incomplètement différenciées.

La cavité d'invagination est remplie de matériel amorphe, riche en microvésicules, identiques à celles observées autour des follicules du cercomère.

La structure du métacestode (fig. 14) est identique à celle des autres Cyclophylloides déjà étudiés. Les microtriches ont la structure classique établie par Jha et Smyth (1969). Les crochets (fig. 6) apparaissent comme des microtriches hypertrophiées à la surface du syncytium tégumentaire du rostre.

S'il ne semble pas y avoir de différence fondamentale entre la larve de *A. constricta* et la larve parasite de *Leptothorax*, on peut cependant noter, chez la seconde, quelques particularités.

Les follicules du cercomère sont constitués d'un nombre moins important de cellules, et la cavité centrale est plus réduite. Les parois cystiques internes et externes sont moins épaisses. Enfin, du point de vue physiologique, le glycogène semble beaucoup moins abondant dans toutes les parties de la larve. Le glycocalyx est moins développé et le nombre de corpuscules calcaires est moins important.

Discussion

L'examen des premières larves cysticercoïdes a fait penser que le Cestode parasite de *L. nylandrei* appartenait à la famille des *Dilepididae*. Mais toutes les enveloppes larvaires n'étant pas présentes dans le matériel fixé, l'un de nous a rapporté provisoirement le cysticercoïde observé, au genre *Choanotaenia* (Plateaux, 1972).

Buschinger (1973) a retrouvé les mêmes larves cysticercoïdes dans des fourmis *Leptothorax* de la région du Rhin ; ces fourmis étaient modifiées comme les *L. nylanderi*. Cet auteur pense qu'il pourrait s'agir des stades larvaires de *Choanotaenia musculosa* Fuhrmann, 1896, ou d'*Anomotaenia borealis*, Krabbe, 1869. Il a également trouvé dans les mêmes conditions, des larves cysticercoïdes d'une autre espèce de Cestode.

La structure de cette larve, en particulier la présence d'un cercomère, exclut son appartenance à une espèce du genre *Choanotaenia*. En effet, dans ce genre, la larve cysticercoïde est caractérisée par l'absence de cercomère (Kisielewska, 1958 ; Jourdan, 1972) à l'exception de *C. infundibulum* chez lequel Reid et Ackert (1937) et Voge (1961) signalent la présence d'une vésicule qui en serait l'équivalent.

Par contre, nous avons montré que la structure de la larve présente une grande similitude avec celle d'*Anomotaenia constricta* (Gabrion C., 1975 ; Gabrion C. et Gabrion J., 1976). Or, une telle structure ne se retrouve, chez les Cyclophyllides, que dans le genre *Paricterotaenia* (Crowe, Scott et Burt, 1974) mais il s'agit, dans ce cas, d'une larve polycéphale. La larve cysticercoïde observée appartient donc au genre *Anomotaenia*.

Buschinger pensait qu'il pourrait s'agir d'*A. borealis*, parasite à l'état adulte d'Oiseaux passeriformes (*Turdus ericetorum*). La taille des crochets du scolex de *A. borealis* (Mettrick, 1958) est nettement supérieure (37 à 38 μ m) à celle des crochets observés.

Par contre, les caractères du scolex et en particulier le nombre, la forme et la disposition des crochets, nous permettent de penser que le parasite de *L. nylanderi* est le stade larvaire du *Dilepididae*, *A. brevis* décrit par Clerc en 1902 chez trois espèces d'Oiseaux, le Pic-epeiche (*Dendrocopos major*), le Pic-epeichette (*D. minor*) et le Geai (*Garrulus infaustus*).

Les difficultés que nous avons rencontrées pour nous procurer des Pics ne nous ont pas encore permis de confirmer, par une étude expérimentale, l'identité de la larve cysticercoïde observée.

Conclusions

Des modifications dans le déroulement de la métamorphose, la physiologie ou le comportement de l'adulte ont déjà été observés dans d'autres groupes d'Invertébrés,

parasités par des larves de Cestodes. Ainsi Tan et Jones (1969) ont observé que les larves de *Tribolium* parasitées par *Hymenolepis microstoma* se développent plus lentement ; Avery (1969) signale une réduction de la maturité sexuelle des Ostracodes infestés par des larves de Cestodes ; enfin, Graham (1966) constate que les adultes de *Tribolium confusum*, habituellement photofuges, ne fuient pas la lumière lorsqu'ils sont parasités par les larves de *Raillietina cesticellus*. Dans tous les cas, il s'agit d'actions limitées.

Chez *L. nylanderi*, par contre, l'action du parasite se traduit par une profonde altération des caractères morphologiques de la Fourmi ; en particulier, on note une modification de la pigmentation, une diminution de la taille moyenne des adultes, mais aussi une augmentation de la proportion d'intercastes (peut-être par simple diminution de la taille moyenne des jeunes reines dont certaines ne seraient plus qu'intercastes). D'autre part, le comportement et la physiologie des fourmis parasitées sont modifiés. Lorsqu'on les dérange, les fourmis parasitées ne fuient pas mais tendent plutôt à s'agripper au support. Ce comportement faciliterait leur capture par les Pics et n'est pas sans rappeler celui des fourmis parasitées par les métacercaires de *Brachylecithum mosquensis* (Carney, 1969).

Ces fourmis sont peu capables de se nourrir par elles-mêmes. Sortant peu du nid, elles ne l'approvisionnent guère. En présence d'ouvrières normales, elles se montrent souvent quémandeuses. Lorsqu'on les conserve en compagnie de larves, sans l'aide d'ouvrières normales, elles peuvent subsister ainsi durant plusieurs mois, mais les larves maigrissent et n'évoluent pas. Si ces ouvrières parasitées sont groupées dans un nid, sans larve ni ouvrière normale, elles subsistent encore, mais aucun couvain n'apparaît. Au premier abord, il semble qu'elles ne produisent aucun œuf. Elles subiraient donc une stérilisation parasitaire. En réalité, la dissection montre que l'ovogenèse est possible, ainsi qu'une vitellogenèse restreinte mais réelle. La ponte d'un œuf de très petite taille (0,2 au lieu de 0,4 mm) par l'une de ces ouvrières a même été observée une fois. L'œuf n'était probablement pas viable. La stérilisation n'est donc que partielle et il n'est pas exclu que l'on puisse obtenir des œufs viables. Il est cependant impossible que les larves éventuellement issues de ces œufs hypothétiques soient élevées uniquement par les ouvrières parasitées.

Certaines modifications de coloration des fourmis *Leptothorax* semblent liées à l'intervention d'un facteur déterminant (température, gaz carbonique) au cours des stades précoces de la métamorphose : prénympe et jeune nymphe (Plateaux, 1970). Il est possible que ces stades soient, ici aussi, les stades sensibles. Les modifications pourraient résulter en partie d'un dérèglement hormonal, par exemple une privation d'hormone éventuellement prélevée par le parasite ; la réduction de la taille moyenne des ouvrières suggère un mécanisme privatif, mais la privation pourrait être aussi bien nutritionnelle qu'hormonale.

Il est exclu que les parasites localisés dans l'abdomen agissent directement sur les centres neurosécréteurs ; mais il n'est pas impossible qu'ils interviennent indirectement par la production d'une substance excrétée dans l'hémolymph de l'hôte.

La présence du Cestode dans l'hémocoel de la larve de *L. nylanderi* pourrait d'autre part entraîner une modification de la physiologie de l'insecte, telle qu'une augmentation de la consommation en oxygène, comme cela a été démontré pour le Copépode *Eudiaptomus gracilis*, parasitée par *Diphyllbothrium latum* (Klekowski et Guttowa, 1968). Mais il faudrait alors expliquer pourquoi, à l'exception des Cestodes observés par Muir, les autres Cyclophyllides parasites de fourmis ne déterminent pas de modifications apparentes, analogues chez leurs hôtes.

Les modifications observées chez *L. nylanderi* pourraient être liées à la nature spécifique ou générique, du Cestode ; il est intéressant de noter après les observations de Bushinger (1973) que deux espèces différentes de Cestodes produisent des résultats similaires. Leur mécanisme d'action serait sans doute éclairé par une étude comparée de ces Cestodes et de ceux qui ne déterminent que des modifications faibles ou apparemment nulles.

Bibliographie

- ACKERT (J. E.) et REID (W. M.), 1936. — The cysticeroid of the fowl tapeworm *Raillietina cesticillus*. *Trans. Amer. Micros. Soc.*, 55, 97-100.
- AVERY (R. A.), 1969. — The ecology of tapeworm parasites in wildfowl. *Wildfowl*, 20, 59-68.
- BARTEL (M. H.), 1965. — The life cycle of *Raillietina loewini*. Bartel and Hansein, 1964 (Cestoda) from the black tailed Jack rabbit, *Lepus californicus melanotis* Mearns. *Parasitol.*, 51, 800-806.
- BUSCHINGER (A.), 1973. — Ameisen des Tribus *Leptothoracini* (Hym., Formicidae) als Zwischenwirte von Cestoden. *Zool. Anz. Leipzig*, 191, 369-380.
- CARNEY (P. W.), 1969. — Behavioral and morphological changes in Carpenter Ants harboring Dicrocoeliid Metacercariae. *Amer. Midl. Naturalist*, 82, 605-611.
- CLERC (W.), 1903. — Contribution à l'étude de la faune helminthologique de l'Oural. *Rev. Suisse Zool.*, 11, 241-268.
- CROWE (D. G.), BURT (M. D. B.) et SCOTT (J. S.), 1974. — On the ultrastructure of the polycercus larva of *Paricterotaenia paradoxa* (Cestoda: Cyclophyllidae). *Canad. J. Zool.*, 52, 1397-1405.
- FUHRMANN (O.), 1908. — Die Cestoden der Vogel. *Zool. Jahrb. Syl.*, 10, 231 S.
- GABRION (Cl.), 1975. — Etude expérimentale du développement larvaire d'*Anomotaenia constricta* (Molin, 1858) Cohn, 1900 chez un Coléoptère *Pimelia sulcata* Geoffr. *Z. Parasitenk.*, 47, 249-262.
- GABRION (Cl.) et GABRION (J.), 1976. — Etude ultrastructurale de la larve d'*Anomotaenia constricta* (Cestoda, Cyclophyllidae). *Zeitschrift f. Parasitenk.*, 49, 161-177.
- GRAHAM (G. L.), 1966. — The behaviour of Beetles, *Tribolium confusum* parasitized by the larval stage of a chicken tapeworm, *Raillietina cesticillus*. *Trans. Amer. Micros. Soc.*, 85, 163.
- HORSFALL (W. M.), 1938. — Observations on the life history of *Raillietina echinobothrida* and *R. tetragona* (Cestoda). *J. Parasitol.*, 24, 409-421.

- JHA (R. K.) et SMYTH (J. D.), 1969. — *Echinococcus granulosus*: Ultrastructure of microtriches. *Exp. Parasitol.*, 25, 232-244.
- JOURDANE (J.), 1972. — Etude expérimentale du cycle biologique de deux espèces de *Choanotaenia* intestinaux de *Soricidae*. *Z. Parasitenk.*, 38, 333-343.
- KISIELEWSKA (K.), 1958 b. — The life cycle of *Choanotaenia crassicolex* (Linstow, 1890) (*Diplegididae*) and some data relating to the formation of the cysticercoid. *Bull. Acad. pol.*, 6, 79-84.
- KLEKOWSKI (R. Z.) et GUTTOWA (A.), 1968. — Respiration of *Eudiptomus gracilis* infected with *Diphyllobothrium latum*. *Exp. Parasitol.*, 22, 279-287.
- METTRICK (D. F.), 1958 b. — Helminth parasites of Hertfordshire birds. II Cestoda. *J. helmin.*, 32, 159-194.
- MUIR (D. A.), 1954. — Ants, *Myrmica rubra* L. and *M. scabrinodis* Nylander as intermediate hosts of a Cestode. *Nature*, 17, 688-689.
- PLATEAUX (L.), 1970. — Sur le polymorphisme social de la Fourmi *Leptothorax nylanderi* (Förster). I. — Morphologie et biologie comparées des castes. *Ann. Sci. Nat. Zool. Biol. Anim.*, 12, 373-478.
- PLATEAUX (L.), 1972. — Sur les modifications produites chez une Fourmi par la présence d'un parasite Cestode. *Ann. Sci. Nat. Zool. Biol. Anim.*, 13, 203-220.
- REID (W. M.) et ACKERT (J. E.), 1957. — The cysticercoid of *Choanotaenia infundibulum* (Block) and the house-fly as its host. *Trans. Amer. Micros. Soc.*, 56, 99-104.
- REID (W. M.) et NUGARA (D.), 1961. — Description and life cycle of *Raillietina georgiensis* n. sp. a tapeworm from wild and domestic turkeys. *J. Parasitol.*, 47, 885-889.
- SAWADA (J.), 1959 a. — Studies on the life history of the chicken tapeworm *Raillietina* (*Paroniella*) *kashiwarensis* Sawada. *J. Nara Gakuji Univ.*, 8, 31-63.
- SAWADA (J.), 1959 b. — Feeding experiment involving small insects and earthworms with the oncosphere of *Raillietina kashiwarensis* Sawada. *Annot. Zool. jap.*, 32, 143-146.
- SOLTICE (G. E.), ARAI (H. P.) et SCHEINBERG (E.), 1971. — Host parasite interactions of *Tribolium confusum* and *Tribolium castaneum* with *Hymenolepis diminuta*. *Can. J. Zool.*, 49, 265-273.
- TAN (B. D.) et JONES (A. W.), 1969. — *Hymenolepis microstoma*: Retardation of growth and development of larval and pupal stages of *Tribolium confusum*. *Exper. Parasitol.*, 26, 393-397.
- VOGE (M.), 1961. — Studies on cysticercoid histology: VI. Observations of the fully developed cysticercoid *Choanotaenia infundibulum* (Cestoda: Cyclophyllidae). *Proc. Helm. Soc. Wash.*, 28, 35-37.
-