Cycle biologique de *Maupasina weissii* Seurat, 1913
(Nématode Subuluroidea),
parasite du Macroscélide.
Ontogénèse des structures céphaliques

par J.-C. QUENTIN * et J.-M. VERDIER **

* Laboratoire de Biologie, Faculté des Sciences et Techniques, Sfax, Tunisie ;
et Laboratoire de Zoologie (Vers), associé au C.N.R.S., Muséum national d'Histoire naturelle,
43, rue Cuvier, F 75231 Paris Cedex 05.

** Laboratoire de Parasitologie, Faculté de Médecine, Sfax, Tunisie,
et Laboratoire d'Ecologie médicale et de Pathologie parasitaire, Faculté de Médecine,
F, 34000 Montpellier.

Résumé.

Réalisation expérimentale du cycle biologique de *Maupasina weissii* Seurat, 1913, parasite du Macroscélide, chez l'hôte intermédiaire *Locusta migratoria*. La biologie de ce Nématode Maupasinidae est plus primitive que celle des Subuluridae :

- une maturation de l'œuf dans le milieu extérieur est en effet nécessaire à la larve de *Maupasina* pour pénétrer dans l'Insecte,
- les larves infestantes occupent des sites différents d'encapsulation (cryptes de régénération du mésentéron, tissu adipeux) ce qui traduit une adaptation imparfaite du parasite à l'hôte intermédiaire,
- l'ontogénèse des structures céphaliques est marquée par l'hypertrophie des structures archaïques essentiellement cuticulaires.

Summary.

Life cycle of *Maupasina weissii* Seurat, 1913, Subuluroidea Nematode, parasite of the elephant shrew.

The life cycle of *Maupasina weissii* Seurat, 1913, the parasite of the elephant shrew, has been experimentally obtained from the intermediate host *Locusta migratoria*. The biology of this Nematoda is considered as being more primitive than the Subuluridae :

- egg maturation in external environment is in fact necessary to the *Maupasina* larvae to penetrate into the insect,

Accepté le 24 septembre 1979.

— The different localizations of the infective larvae, such as mesenteron regeneration crypta, fat body, demonstrate that the parasite is not completely adapted to its intermediate host,

— the ontogenesis of cephalic structures is characterized by an hypertrophy of the archaic structures mainly from cuticular origin.

Le Nématode *Maupasina weissi* découvert par Seurat en 1913 dans le cæcum de l'*Elephantulus rozeti*, petit insectivore du Sud Tunisien, est une des formes les plus particulières de Subuluroidea.

Ses structures céphaliques sont très spécialisées. Inglis, 1960, remarque que la bouche de l'adulte est entourée de douze éléments foliés et que les portions pharyngiennes présentent trois lamelles dentiformes composées chacune d'une dent centrale, flanquée à sa base par une paire de petites formations symétriques.

Les structures génitales, parfaitement décrites par Seurat (1913-1917), paraissent plus primitives que celles des Subuluridae. Chez la femelle, l'ovéjecteur conserve la forme de l'ovéjecteur de la larve du 4^e stade : le vestibule et le sphincter sont confondus en un tube cylindrique et ne sont pas repliés en S comme chez les Subuluridae. Chez le mâle, la bourse caudale est remarquable par le développement des ailes caudales qui ressemblent plus à celles d'un Hétérakide qu'à celles d'un Subulure, par l'absence de ventouse précloacale, par la présence d'un long gubernaculum, enfin par l'existence dans la région prébursale de muscles copulateurs obliques rappelant les faisceaux musculaires de la région caudale des Cosmocercides de la famille des Kathlanides. Cette forme très archaïque est l'unique représentant du genre *Maupasina* Seurat, 1913, et de la famille des Maupasinidae Inglis, 1959. Cet auteur a en effet montré que l'espèce *Dubioxyuris macrocelidis* Ortlepp, 1937, parasite de Macroscélide d'Afrique du Sud, est identique à *M. weissi*. Chabaud, 1967, propose de la rattacher aux Subuluroidea.

Seurat s'est intéressé à la biologie de ce Nématode en étudiant, le premier, l'évolution de l'œuf et en récoltant les larves de *Maupasina* dans les viscères du Macroscélide. Il conclut [Seurat, 1917 (b)] à un développement direct du Nématode.

Jusqu'à présent, l'échec de plusieurs tentatives d'infestations d'hôtes intermédiaires semblait effectivement confirmer l'interprétation de Seurat. Ces infestations ont été conduites en prélevant des œufs larvés dans l'utérus de la femelle et en les plaçant directement entre les pièces buccales de *Locusta migratoria*, méthode appliquée avec succès à de nombreux cycles de Subuluridae, Seuratidae et Spiruridae.

La récolte de trois larves infestantes chez des *Locusta* infestés préalablement avec des œufs recueillis dans le cæcum de l'*Elephantulus* et non au niveau de l'ovéjecteur du parasite nous amène à reconsidérer les conclusions de Seurat, car elle prouve l'hétéroxénie du cycle biologique de *Maupasina weissi* et met en évidence la singularité de ce cycle par rapport aux autres cycles hétéroxènes connus.

Les modalités du cycle, bien qu'incomplètement connues au niveau du deuxième stade larvaire, peuvent cependant être précisées d'après les éléments suivants :

— résultats des infestations, — maturation des œufs, — organogenèse du premier stade larvaire, — pénétration de la larve du premier stade chez l'hôte intermédiaire, — morphologie et localisation de la larve infestante chez l'Insecte, — croissance du Nématode et ontogenèse des structures céphaliques du 3^e stade à l'adulte.

Cycle biologique

1. — Infestations. Résultats.

— Un *Elephantulus* rapporté de Ouarzazate (Maroc) le 13-9-1972 est parasité par *Maupasina weissi*.

L'infestation de dix *Locusta migratoria* permet de recueillir trois larves du 1^{er} stade dans l'intestin dilaté de l'Insecte, 48 heures après l'infestation.

— Un *Elephantulus* sur 22 capturés dans le massif de Matmata (Sud-Tunisien), au cours des années 1976, 1977, 1978, est parasité par cinq femelles et un mâle de *M. weissi*. Les œufs embryonnés sont répartis entre 19 *Locusta* et 8 forficules le 22-3-1977. Toutes les dissections sont négatives.

— Un *Elephantulus* sur quatre capturés dans la région de Kairouan au cours de l'année 1978 est parasité par cinq femelles et cinq mâles de *M. weissi*. Les œufs embryonnés des femelles sont donnés à six *Locusta migratoria* le 14-3-1979. Aucune récolte de larve n'est obtenue.

— Le même jour, un lot de quatre Criquets est nourri avec de l'herbe où sont déposés quatre œufs embryonnés de *Maupasina* récoltés dans le cæcum du Macroscélide parasité. Disséqués 30 jours et 45 jours après l'infestation, trois Criquets sur quatre présentent des larves infestantes.

2. — Maturation des œufs.

Rappel des observations de Seurat :

Seurat (1917) distingue quatre stades successifs dans l'évolution de l'œuf de *Maupasina* correspondant à quatre types morphologiques.

— Des œufs fécondés, encore privés de coque et simplement entourés d'une membrane vitelline, se trouvent en petit nombre dans la région distale attenante à l'oviducte.

— Des œufs en voie de segmentation et des œufs larvés renfermés dans l'utérus, protégés par une coque très épaisse (10 μ m) formée d'une assise interne épaisse, découpée en une mosaïque d'une soixantaine de petites plaques. Ces œufs mesurent 100 μ m de long sur 75 μ m de large.

— Des œufs larvés parvenus dans l'ovéjecteur et alignés dans la trompe, possédant une coque transparente d'une épaisseur de 5 μ m, et n'atteignant plus que 77 μ m de long sur 67 μ m de large.

Fig. 1. *Maupasina weissi*. Œufs larvés du 3^e type ; A, détail de la surface interne en mosaïque de la coque de l'œuf ($100 \times 82 \mu\text{m}$) ; B, larve du 1^{er} stade repliée sur elle-même à l'intérieur de l'œuf ; C, détail de cette larve, dont les cellules intestinales sont encore disposées en chapelet ; D et E, détail de la région rectale et caudale de cette larve, montrant le développement des cellules rectales.

A et B, éch. : $30 \mu\text{m}$; C, D, E, éch. : $50 \mu\text{m}$.

— Enfin, des œufs libres soit dans le cæcum soit en dehors de l'animal ayant une couleur brun clair.

Nos observations concordent parfaitement avec celles de Seurat. Les œufs du 3^e et du 4^e stades sont représentés sur les *figures 1 et 2*.

3. — Organogenèse de la larve du premier stade.

La larve du premier stade extraite des œufs embryonnés du 3^e type parvenus dans l'ovéjecteur des femelles (*fig. 1, C*) présente une morphologie et une organisation cellulaire tout à fait comparables à celles du premier stade larvaire des Subuluridae à l'éclosion (Quentin et Poinar, 1973) : tête avec aiguillon perforant sur la lèvre dorsale, dirigé vers la face ventrale du corps ; deux membranes latérales ; queue obtuse arrondie à son extrémité ; deux glandes très réfringentes au niveau de la région œsophagienne, œsophage de forme rhabditoïde, intestin formé de huit grosses cellules intestinales disposées en chapelet.

La principale différence de cette larve par rapport à celle des Subuluridae après l'éclosion réside dans le développement plus important des trois cellules rectales.

La larve du premier stade extraite d'un œuf à coque brune, correspondant à un œuf du 4^e type, libre dans le cæcum (*fig. 2, D*), diffère de la précédente par l'apparition d'une lumière intestinale au niveau des premières cellules de l'intestin.

Dimensions des larves de *Maupasina* à l'éclosion : longueur 410 μ m, largeur 29 μ m, anneau nerveux et pore excréteur situés à 100 μ m et 125 μ m de l'apex ; longueur de l'œsophage 180 μ m ; longueur de l'intestin 150 μ m ; longueur du rectum 23 μ m ; deux cellules R₁ situées à 45 μ m de l'anus ; longueur de la queue 65 μ m.

4. — Pénétration de la larve du premier stade chez l'hôte intermédiaire.

La première infestation a permis de recueillir une larve du premier stade au niveau de l'intestin de l'Insecte après 48 heures de développement. Cette observation montre que la traversée de la paroi intestinale de l'Insecte est tardive.

5. — Morphologie et localisation de la larve infestante.

Morphologie :

Larve infestante globuleuse, ornée de deux fines ailes latérales (*fig. 3, A, B*). Cette forme caractéristique des larves du troisième stade de Subulures, est due à la contraction des organes larvaires. Cette contraction affecte plus particulièrement la région dorsale du corps et ramène la queue conique et pointue sous la tête. Elle provoque en outre l'invagination des régions céphaliques. Cavité buccale obturée par un mamelon labial ; structures céphaliques (*fig. 3, C, D, E, F, G, H*) plus différenciées que celles des larves de Subulures : six papilles labiales internes cachées sous le mamelon labial ; région pharyngienne bien individualisée marquée par le dévelop-

Fig. 2. *Maupasina weissi*. Œufs larvés à coque épaisse du 4^e type, recueillis dans le caecum du Macroscélide ; A, structure de la coque, constituée d'une couche externe brun foncé et d'une couche interne de couleur claire présentant des dessins hexagonaux ; B, larve repliée sur elle-même à l'intérieur de l'œuf ; C, détail du crochet de l'extrémité céphalique ; D, détail de la larve à l'éclosion, la lumière intestinale est creusée, les cellules rectales ont sécrété un « plug ».

A, B, C, D, éch. : 50 μm.

pement des lobes cuticulaires périphériques formant un large anneau interrompu au niveau des trois lobes radiaux.

Oesophage terminé par un bulbe pourvu d'un appareil valvulaire.

Intestin replié plusieurs fois sur lui-même avec parois constituées d'une seule couche de grosses cellules. Ebauche génitale accolée ventralement à une anse intestinale.

Taille des larves comprise entre 830 et 860 μm de longueur. Dimensions d'une larve longue de 850 μm : largeur 125 μm , anneau nerveux et pore excréteur situés à 90 μm et 150 μm de l'apex ; longueur totale de l'oesophage 300 μm ; diamètre du bulbe 60 μm ; longueur de l'intestin 515 μm ; ébauche génitale située à 500 μm de l'apex ; longueur de la queue 60 μm .

Localisation :

Une larve infestante est récoltée après dilacération du mésentéron. Deux autres larves sont récoltées, encapsulées dans le tissu adipeux au niveau des ovaires et des oviductes.

6. — Dimensions des larves et des adultes récoltés chez le Macroscélide.

Ontogenèse de leurs structures céphaliques.

L'ontogenèse des structures céphaliques du troisième stade à l'adulte a été suivie d'après le matériel suivant :

— Une larve du 3^e stade récoltée au niveau de l'intestin grêle d'un jeune *Elephantulus* capturé dans la région de Gafsa le 17-5-1977 (n° MNHN : Sf 89).

— Une larve du 4^e stade récoltée au niveau de l'intestin grêle d'un *Elephantulus* capturé à Tamezret le 16-2-1976 (n° Sf 14).

— Un mâle et cinq femelles adultes récoltés au niveau du cæcum d'un *Elephantulus* capturé à Zraoua le 15-3-1977 (n° Sf 50).

Dimensions :

— 3^e stade récolté chez le Macroscélide :

Longueur 3 400 μm ; largeur 150 μm ; anneau nerveux et pore excréteur situés respectivement à 160 μm et 225 μm de l'apex ; longueur totale de l'oesophage 470 μm ; diamètre du bulbe 100 μm ; longueur de la queue 220 μm .

— 4^e stade :

Longueur 3 700 μm ; largeur 130 μm ; profondeur des structures buccales et pharyngiennes 27 μm ; anneau nerveux, pore excréteur et deirides situés respectivement à 200-290 μm et 385 μm de l'apex ; longueur totale de l'oesophage 660 μm ; diamètre du bulbe 125 à 130 μm ; ébauche génitale située à 1 800 μm de l'apex ; longueur de la queue 125 μm .

— Adultes :

• mâle : longueur 1,5 cm ; largeur 500 μm ; anneau nerveux et pore excréteur situés respectivement à 320 μm et 540 μm de l'apex. Profondeur des structures céphaliques 58 μm ; longueur totale de l'œsophage 1 100 μm ; dimensions du bulbe 330 $\times$ 280 μm ; longueur de la bourse caudale 300 μm ; largeur 260 μm . Spicules égaux longs de 1 300 μm ; longueur du gubernaculum 350 μm .

Fig. 3. *Maupasina weissi*. Larve du 3^e stade enroulée sur elle-même chez l'Insecte ; A, détail de la région céphalique œsophagienne et intestinale de la larve ; B, détail de la région caudale ; C, mamelon labial, vue apicale ; D, détail du cycle labial interne en coupe optique ; E, détail des dents pharyngées ; F, section dans la région œsophagienne ; G, tête en vue dorsale ; H, tête en vue ventrale montrant le développement de l'anneau cuticulaire formé par les lobes périphériques.

A, B, éch. : 100 μm ; C, D, E, F, G, H, éch. : 30 μm .

Fig. 4. *Maupasina weissi*. Larves du 3^e stade et du 4^e stade de *Maupasina weissi* récoltées chez le Macroscélide. A, larve du 3^e stade ornée d'une paire d'ailes cuticulaires latérales ; B, détail de la région caudale effilée ; C, larve du 4^e stade sans ailes latérales ; D, détail du bulbe œsophagien et du sphincter musculaire situé au niveau de l'isthme œsophagien ; E, ébauche génitale.

A, C, éch. : 500 µm ; B, éch. : 200 µm ; D, E, éch. : 100 µm.

Fig. 5. *Maupasina weissi*. Ontogénèse des structures céphaliques du 3^e stade larvaire à l'adulte. De la gauche vers la droite sont représentées successivement (III) les structures céphaliques du troisième stade larvaire ; (IV) les structures céphaliques du quatrième stade larvaire ; (V) Les structures céphaliques de l'adulte. De haut en bas de la figure sont représentées successivement pour chaque stade : A, les structures apicales et buccales ; B, les structures buccales et pharyngiennes en coupe optique ; C, les structures buccales et pharyngiennes en vue dorsale ; D, les structures buccales et pharyngiennes en vue ventrale ; E, les structures buccales et pharyngiennes en vue latérale.

— La figure IV, A, représente les structures labiales et la section de la cavité buccale ;

— La figure IV, B, représente la section des structures pharyngiennes.

L.C., lobe cordal ; L.I.R., lobe interrassial ; L.P., lobe périphérique ; L.R., lobe radial.

éch. : 50 µm.

* femelle : longueur 1,8 à 2 cm ; largeur 470 μ m ; anneau nerveux et pore excréteur situés respectivement à 310 μ m et 530 μ m de l'apex ; profondeur des structures céphaliques 62 μ m ; longueur totale de l'œsophage 1 350 μ m ; dimensions du bulbe 320 $\times$ 280 μ m. Vestibule et sphincter sont confondus en un tube cylindrique prolongé par une trompe impaire. L'ensemble mesure 600 μ m de long. La trompe se divise en deux branches utérines. Vulve située en avant de l'anus à 300 μ m de la pointe caudale ; longueur de la queue 150 μ m ; pointe caudale effilée longue de 30 μ m.

— *Evolution des structures céphaliques du 3^e stade à l'adulte :*

Troisième stade larvaire (fig. 5, III).

Deux larges ailes latérales remontant très près de l'apex. Mamelon labial obturant la cavité buccale avec quatre terminaisons correspondant aux papilles du cycle labial externe et du cycle céphalique et deux amphides. Plus en profondeur, six papilles bien détachées de la paroi buccale correspondant aux papilles labiales internes (fig. 5, III, A).

Région pharyngienne individualisée et marquée comme chez la larve infestante par le développement des lobes cuticulaires périphériques qui forment un large anneau bien développé interrompu au niveau des trois lobes radiaux (fig. 5, III, B, C, D, E). *Quatrième stade larvaire (fig. 5, IV).*

Ouverture buccale hexagonale, entourée d'un cycle labial interne de six papilles dont les dilatations cuticulaires forment une collerette péribucale (fig. 5, IV, A). Quatre papilles labiales externes accolées aux quatre céphaliques. Amphides non saillantes. Il existe deux cavités superposées :

— une cavité buccale de section hexagonale,

— une cavité pharyngienne avec quatre types de formations essentiellement cuticulaires (fig. 5, IV, B) : 3 lobes radiaux, 3 lobes interradiaux lancéolés, 3 paires de lobes cordaux qui naissent à la base des lobes radiaux, 3 paires de lobes périphériques.

Adultes mâles et femelles (fig. 5, V).

Les structures céphaliques adultes diffèrent principalement de celles du 4^e stade larvaire : au niveau de la bouche, par l'apparition d'une coronule de 12 languettes cuticulaires et par la dilatation des amphides qui deviennent pédunculées ; au niveau des structures pharyngiennes, par la disparition des lobes interradiaux et l'amorce d'une torsion hélicoïdale.

Discussion

La réalisation expérimentale du cycle biologique de *Maupasina weissi* présente un triple intérêt, systématique, biologique et phylogénétique.

1. — Intérêt systématique :

Identification à *M. weissi* de larves de Subuluroidea infestant spontanément des Coléoptères coprophages d'Afrique du Nord.

L'encapsulement des larves du 3^e stade de Nématode Subuluroidea chez le Coléoptère Ténébrionide *Pimelia* (*Homalopus*) *arenacea* dans la région d'Oran (Algérie) a récemment été observé par Nassi et Dupouy (1977). Ces larves décrites avec précision sont identiques aux larves de *M. weissi* obtenues expérimentalement, par leur forme, leurs dimensions intermédiaires entre celles des larves du 3^e stade d'*Allo-dapa* et celles des larves du 3^e stade de *Subulura*, par leurs structures céphaliques plus différenciées et par l'aspect de la paroi intestinale constituée d'une seule couche de grosses cellules.

Par ailleurs, Nassi et Dupouy ont également mis l'accent sur la localisation tout à fait aberrante de ces larves. Chez les Subuluridae, en effet, les capsules entourant ces larves sont toujours de type hémocytaire et localisées sur la paroi externe du mésentéron en avant des tubes de malpighi (Quentin, 1969 ; Quentin et Seureau, 1971). Or, les larves de Subuluroidea récoltées chez *Pimelia arenacea* par Nassi et coll. ont été trouvées appendues à la paroi du mésentéron à l'intérieur des cryptes de régénération distendues, faisant saillie dans l'hémocœle, ou encapsulées à l'intérieur du tissu adipeux.

Ces localisations correspondent parfaitement à celles que nous avons observées chez *Locusta migratoria*.

Nous pensons donc pouvoir identifier les larves récoltées par Nassi et Dupouy, 1977, chez *Pimelia arenacea*, à des troisièmes stades de *Maupasina weissi*.

De ce fait, l'hypothèse proposée par ces auteurs selon laquelle le mécanisme d'encapsulement nouveau de ce Subuluroidea chez l'hôte intermédiaire, par rapport à celui des autres Subuluridae, serait en rapport avec la structure du mésentéron de l'hôte *Pimelia arenacea*, ne semble pas pouvoir être retenue. En effet, le comportement identique des larves de *M. weissi* chez *P. arenacea* et chez *Locusta migratoria* montre que la migration et la localisation du Nématode hétéroxène chez l'hôte intermédiaire dépend de sa place zoologique.

2. — Intérêt biologique :

La singularité du cycle biologique de *M. weissi* par rapport aux cycles connus de Nématodes hétéroxènes réside dans la dualité de deux éléments apparemment contradictoires :

- une adaptation à l'hétéroxénie encore imparfaite du fait d'une éclosion retardée ;
- une localisation des larves dans des organes différents à haut niveau de séclusion (crypte de régénération du mésentéron, tissu adipeux).

Adaptation imparfaite à l'hétéroxénie :

Une étude comparée de l'organogenèse de premiers stades de Nématodes répartis à la fois dans l'ordre des Ascaridida (Subuluridae, Seuratidae) et celui des Spirurida

(Rictulariidae, Physalopteridae, Spiruridae, Acuariidae) a mis en évidence chez les Nématodes hétéroxènes une évolution vers une miniaturisation de la larve qui éclôt de plus en plus tôt mais rattrape ensuite son développement chez l'hôte intermédiaire par une accélération de son organogenèse. Chez les formes primitives, au contraire, la larve éclôt à un stade avancé de son organogenèse, mais celle-ci est ralentie chez l'hôte intermédiaire au cours du développement du premier stade (Quentin et Poinar, 1973).

Cette évolution se remarque également lors de l'étude comparée du premier stade des Subuluridae et des *Maupasina*.

La larve de Subuluridae éclôt et pénètre dans l'hôte intermédiaire alors que les cellules intestinales sont encore disposées en chapelet et que les cellules rectales sont à peine différenciées.

Chez *Maupasina*, une telle larve ne peut infester l'hôte intermédiaire. Après la ponte de l'œuf, une maturation accompagnée de la formation de la lumière intestinale et de la différenciation des cellules et de la cavité rectales semble être un préalable indispensable au développement de la larve chez l'Insecte.

En ce qui concerne la pénétration chez l'Insecte, les larves de Subuluridae (*Allodapa*, *Subulura*) traversent dès les premières 24 heures la partie terminale de la paroi du mésentéron.

La pénétration plus lente des larves de *Maupasina* (une larve est récoltée dans l'intestin 48 heures après l'infestation) est comparable au comportement des larves de *Seuratium* au premier stade.

Localisation des larves de Maupasina :

L'étude des cycles biologiques des Nématodes montre que les migrations et les localisations des larves chez l'hôte intermédiaire obéissent à un déterminisme extrêmement précis, défini par la place zoologique du parasite (Chabaud, 1954 ; Seureau et Quentin, 1977).

Un seul Nématode fait exception à cette règle, il s'agit d'une forme primitive *Seuratium cadarachense* dont les larves infestantes sont habituellement entourées de capsules hémocytaires en avant des tubes de Malpighi, mais qui ont été observées également dans deux cas à des niveaux histologiques inhabituels d'une part entre l'épithélium et la musculature de l'intestin moyen, d'autre part dans la valvule proctodéale (intestin postérieur) (Quentin et Seureau, 1975).

Par ailleurs, certaines larves de *Seuratium* situées à l'intérieur de capsules hémocytaires présentent des images de nécrose.

Ce phénomène s'observe de nouveau chez *Maupasina* où les larves infestantes sont récoltées à la fois dans les cryptes de régénération du mésentéron et dans le tissu adipeux de *Pimelia arenacea*, dans la paroi du mésentéron et dans le tissu adipeux de *Locusta migratoria*. A ce niveau un dépôt pigmentaire, précédant les images de nécrose chez *Seuratium*, s'observe également à l'intérieur de la capsule de *Maupasina*. Le déterminisme de la migration et de la localisation des larves de *Seuratium* et de

Maupasina dans l'organisme de l'hôte intermédiaire et plus largement l'équilibre larve infestante-hôte intermédiaire ne sont donc pas aussi bien établis que chez les Subuluridae et les Spirurides. Ils traduisent une adaptation encore imparfaite à l'hétéroxénie.

3. — Intérêt phylogénétique :

La morphologie des larves de Maupasiniidae est comparable à celle des larves de Subuluridae. Elle confirme la parenté phylogénétique de ces deux familles réunies dans les Subuluroidea.

Cependant, ces deux familles de Nématodes sont séparées par leur biologie (adaptation plus ou moins parfaite à l'hétéroxénie) et par leurs ontogénèses céphaliques.

Comparaison des structures céphaliques larvaires :

Nous avons pu suivre l'ontogénèse céphalique d'un Subulure archaïque : *Tarsubulura perarmata*, et d'un Subulure évolué : *Subulura williaminglisi* (cf. Quentin, Krishnasamy et Tcheprakoff, 1977 ; Quentin, 1969). La comparaison de leurs structures céphaliques larvaires avec celles de *Maupasina weissi* montre d'une part au 3^e stade larvaire l'importance de l'anneau cuticulaire pharyngien correspondant aux lobes périphériques chez *M. weissi* ; cette formation persiste sans être aussi développée chez *Tarsubulura* et disparaît chez *Subulura* ; elle met en évidence d'autre part au 4^e stade larvaire de *M. weissi* l'existence de trois lobes interradiaux lancéolés absents chez les quatrièmes stades de Subuluridae.

Comparaison des structures céphaliques adultes :

Les structures céphaliques de *M. weissi* sont composées comme celles des Subuluridae de deux cavités superposées nettement distinctes.

Les structures dentiformes de la cavité pharyngienne, qui dérivent du revêtement cuticulaire interne, sont comparables à celles décrites par Inglis (1958, 1960, 1964) dans le genre *Allodapa*. Les lobes radiaux qui forment les dents médianes sont en effet bordés à leur base par deux petits lobes cordaux symétriques. Cependant, l'aspect de ces lobes radiaux et cordaux est très différent chez *Allodapa* et chez *Maupasina* :

Ces lobes sont réduits et situés au fond de la cavité pharyngienne chez *Allodapa*. Ils sont devenus hypertrophiés chez *Maupasina* ; chacun des trois lobes radiaux y forme une dent centrale de grande taille flanquée à sa base de deux lobes cordaux libres sur toute leur longueur.

En conclusion, une maturation de l'œuf dans le milieu extérieur est nécessaire à la larve de *Maupasina* pour pénétrer dans l'Insecte. La pénétration chez l'hôte intermédiaire semble comparable à celle des Seuratidae et les sites différents d'encapsulation des larves infestantes (cryptes de régénération du mésentéron, tissu adipeux) traduisent une adaptation encore imparfaite du parasite à l'hôte intermédiaire.

L'ontogenèse des structures céphaliques de *Maupasina weissi* est marquée par le développement de structures archaïques essentiellement cuticulaires et par l'apparition au 4^e stade au niveau du pharynx de lobes interradiaux transitoires.

Les structures pharyngées présentent fondamentalement la disposition primitive des Alloodapinae. Cependant, leur morphogenèse se poursuit chez l'adulte. Elle aboutit à la formation des lobes radiaux lancéolés hypertrophiés et non au développement de lobes cordaux.

La famille des Maupasinidae, qui diffère des Subuluridae par une biologie plus primitive, s'en isole donc également par l'évolution particulière de ses structures pharyngiennes.

Bibliographie

- Chabaud A.-G. (1954) : Sur le cycle évolutif des Spirurides et des Nématodes ayant une biologie comparable. Valeur systématique des caractères biologiques. *Ann. Parasitol. Hum. Comp.*, 29, 42-88, 206-249, 358-425.
- Chabaud A.-G. (1965) : Superfamille des Subuluroidea. *Traité de Zoologie* (sous la direction de P.-P. Grassé). Némathelminthes, T. 4, pp. 1016-1022. Masson, édit., Paris.
- Inglis W. G. (1958) : The comparative anatomy of the Subulurid head (Nematoda) with a consideration of its systematic importance. *Proc. Zool. Soc. London*, 130, 577-604.
- Inglis W. G. (1960) : Further observations on the comparative anatomy of the head in the Nematode family Subuluridae : with the description of a new species. *Proc. Zool. Soc. London*, 135, 125-136.
- Inglis W. G. (1964) : Functional deformation in the head of the genus *Allodapa* (Nematoda). *J. Helminth.*, 38, 31-40.
- Nassi H., Dupouy J. (1977) : L'encapsulation de la larve de troisième stade de *Subulura* sp. (Nematoda, Ascaridida) chez *Pimelia (Homalopus) arenacea* Solier, 1836 (Coleopt. Tenebr.). Le rôle de la crypte de régénération. *Soc. Zool. France*, 102, 243-249.
- Ortlepp R. V. (1937) : South African Helminths. Part I. *Onderst. J. Vet. Sci. Animal Ind.*, 9, 311-336.
- Quentin J.-C., (1969) : Cycle biologique de *Subulura williaminglisi* Quentin, 1965. Ontogenèse des structures céphaliques. Valeur phylogénétique de ce caractère dans la classification des Nématodes Subuluridae. *Ann. Parasitol. Hum. Comp.*, 44, 451-484.
- Quentin J.-C., Krishnasamy M., Tchepprakoff R. (1977) : Cycle biologique de *Tarsubulura perarmata* (Ratzel, 1868). *Ann. Parasitol. Hum. Comp.*, 52, 159-170.
- Quentin J.-C., Poinar G.-O. (1973) : Comparative study of the larval development of some heteroxenous Subulurid and Spirurid nematodes. *Intern. J. Parasit.*, 3, 809-827.
- Quentin J.-C., Seureau C. (1975) : Sur l'organogenèse de *Seuratium cadarachense* Desportes, 1947 (Nematoda, Seuratoidea) et les réactions cellulaires de l'insecte *Locusta migratoria*, hôte intermédiaire. *Z. Parasitenk.*, 47, 55-68.
- Seurat L.-G. (1915) : Sur quelques Nématodes du Sud Tunisien. *Bull. Soc. Hist. Nat. Afrique Nord.*, 5, 126-130.
- Seurat L.-G. (1917 a) : Sur les affinités du genre *Maupasina* (Heterakidae). *C.R. Soc. Biol.*, 80, 350-354.
- Seurat L.-G. (1917 b) : Sur l'évolution de *Maupasina weissi* Seurat (Heterakidae). *C.R. Acad. Sci.*, 164, 1017-1018.
- Seureau C., Quentin J.-C. (1977) : Migrations larvaires des Nématodes Subulures et Spirurides chez *Locusta migratoria* (Insecte-Orthoptère) hôte intermédiaire expérimental. *Ann. Parasitol. Hum. Comp.* 52, 457-470.