L'HAPLODIPLOIDIE DES OXYURIDA

Incidence de ce phénomène dans le cycle évolutif

MARTIN L. ADAMSON*

RÉSUMÉ. La formule chromosomique de 2 espèces de Thelastomatidae (Oxyurida), *Hammerschmidtella* sp. et *Thelastoma* sp., parasites de Diplopode est étudiée. Dans les deux cas il y a haplodiploïdie : mâle avec 4 (*Thelastoma* sp.) ou 5 (*Hammerschmidtella* sp.) chromosomes et femelle correspondante avec le double. L'haplodiploïdie est maintenant connue dans les 4 familles des Oxyurida et l'auteur conclut que cette forme de reproduction est un phénomène constant dans tout l'ordre.

Le cycle biologique d'un Oxyurida paraît être très simple : 2 mues dans l'œuf, absence d'hôte intermédiaire, absence de migration hors de l'intestin. Quelques données (parfois très récentes) indiquent, cependant, l'existence de phénomènes complexes et très étroitement adaptés à la biologie de l'hôte. Ces particularités sont analysées : 1) la proénese du mâle ; 2) la ponte agglomérée ; 3) la ponte péri-anale ; 4) la poécilogonie ; 5) la spanandrie ; 6) l'insémination traumatique extra-génitale ; 7) la thélytoquie. Dans un dernier chapitre, l'auteur cherche à comprendre comment ces différentes adaptations ont pu être sélectionnées à partir de la biologie des hôtes.

La plupart de ces adaptations impliquent une consanguinité qui est parfois très élevée. Les espèces haplodiploïdes ont nécessairement une grande tolérance à la consanguinité et l'auteur suggère que beaucoup des adaptations qui ont permis aux Oxyures de conquérir des hôtes non-grégaires et même des hôtes arboricoles et non-sédentaires sont rendues possibles par la reproduction haplodiploïde.

Haplodiploidy in the Oxyurida and its significance in the life cycle

SUMMARY. Chromosome behavior during gametogenesis and early cleavage is studied in two species of Thelastomatidae (Oxyurida), *Hammerschmidtella* sp. and *Thelastoma* sp., parasites of diplopods. Both species are shown to be haplodiploid : male with 4 (*Thelastoma*) or 5 (*Hammerschmidtella*) chromosomes and double this number in the corresponding female. Haplodiploidy is now known in the 4 families of the Oxyurida and the author concludes that this form of reproduction is characteristic of the entire order.

The Oxyuridan life cycle seems simple : 2 moults in the egg, no intermediate host, no extra-intestinal migration. However, several findings (some quite recent) indicate that this life cycle is often complicated by phenomena very closely adapted to host biology. The following particularities are analysed : 1) male progenesis ; 2) laying of eggs in agglomerated packets ; 3) peri-anal egg deposition ; 4) poecilogony ; 5) spanandry ; 6) traumatic extra-genital insemination ; 7) thelytoky. In a final chapter the author relates these adaptations to host biology and attempts to explain how they may have come to be favoured by natural selection during the course of evolution.

* École Pratique des Hautes Études, Laboratoire d'Helminthologie et Parasitologie comparée, Muséum national d'Histoire naturelle, 61, rue Buffon, F 75231 Paris Cedex 05.

Accepté le 2 novembre 1983.

Most of these adaptations imply a level of inbreeding which is sometimes quite high. Haplodiploid species are by nature highly tolerant of inbreeding and the author suggests that many of the adaptations which have allowed oxyuridans to conquer non-gregarious hosts, and even arboreal and non-sedentary hosts, have been made possible by haplodiploid reproduction.

Introduction

Les Oxyurida sont des nématodes parasites de l'intestin postérieur de nombreuses espèces d'Arthropodes et de Vertébrés. Ils se rapprochent superficiellement des Cosmocercoidea (ordre Ascaridida), mais s'en distinguent facilement par deux caractères morphologiques : les spicules sont absents, ou il n'existe qu'un seul spicule, et le nombre de papilles génitales est très réduit chez le mâle.

La biologie des Oxyures est également particulière : les deux premières mues s'effectuent à l'intérieur de l'œuf (Todd, 1944 ; Boecker, 1953 ; Adamson, 1981b). C'est principalement à cause de cette différence biologique que Chabaud (1974) a proposé de séparer ces nématodes des Ascaridida et de les classer dans un ordre séparé.

Le groupe comprend quatre familles (*tableaux I à IV*) :

- la famille des Thelastomatidae regroupe les parasites d'Invertébrés ;
- la famille des Pharyngodonidae regroupe les espèces parasites de Vertébrés inférieurs et quelques espèces parasites de Mammifères ;
- la famille des Oxyuridae et celle des Heteroxynematidae regroupent la plupart des espèces parasites de Mammifères et deux espèces parasites d'Oiseaux.

Si le spectre d'hôtes de l'ordre des Oxyurida paraît vaste, comprenant des Vertébrés ainsi que des Invertébrés, il est aussi bien limité. Les Oxyures se trouvent presque uniquement chez les hôtes où l'intestin postérieur est modifié en grand sac de fermentation ; ils se sont diversifiés surtout chez les Diplopodes, les Blattes et les Orthoptères (Famille des Gryllotalpidae) parmi les Invertébrés, et chez les Lézards, Tortues terrestre, Marsupiaux, Rongeurs et Primates chez les Vertébrés.

Les Oxyures sont microphages, les stades parasites se nourrissant sur la microflore dans l'intestin postérieur de l'hôte. Le cycle, démontré pour la première fois par Dobrovolny et Ackert (1934) est direct : le stade infestant est dans un œuf qui passe dans le milieu extérieur et le cycle s'effectue lorsque ces œufs sont ingérés par un hôte convenable. L'existence de l'insémination traumatique extragénitale (voir Hugot, Bain et Cassone, 1982), de la poecilogonie (voir Seurat, 1912, 1913 ; Volgar, 1959 ; Petter, 1959) et de la reproduction haplodiploïde (voir Adamson, 1981c) chez ces Nématodes indique que leur biologie est beaucoup moins simple qu'on ne le pense.

A part les discussions, assez brèves, de Chandler, Alicata et Chitwood (1941) et de Chabaud (1955), il n'existe aucun travail de synthèse sur la biologie des Oxyures. Nous pensons donc qu'il est utile de décrire les adaptations biologiques des Oxyures et de chercher à comprendre comment ces adaptations sont apparues au cours de l'évolution.

TABLEAU I. — Spectre d'hôtes des genres de la famille des Thelastomatidae (Oxyurida), (modifié d'après Osche, 1960).

	Insecta						
	Diplopoda	Blattoidea	Orthoptera	Scarabaeidae (Larves)	Passalidae	Hydrophilidae	Oligochaeta
<i>Protrelloides</i>		+					
<i>Protrelleta</i>		+					
<i>Protrellus</i>		+					
<i>Protrellatus</i>		+					
<i>Anuronema</i>					+		
<i>Triumphalisnema</i>					+		
<i>Sprenzia</i>					+		
<i>Artigasia</i>					+		
<i>Hystrignathus</i>					+		
<i>Pseudonymus</i>						+	
<i>Aorurus</i>	+	+					
<i>Aoruroides</i>		+					
<i>Coronostoma</i>	+						
<i>Leidynema</i>		+					
<i>Cranifera</i>		+					
<i>Philippinema</i>		+					
<i>Leidynemella</i>		+					
<i>Hammerschmidtella</i>	+	+					
<i>Suifunema</i>		+					
<i>Wetanema</i>			+				
<i>Cameronia</i>			+				
<i>Blattophila</i>		+					
<i>Euryconema</i>		+					
<i>Binema</i>			+				
<i>Severianoia</i>		+					
<i>Cephalobellus</i>		+		+			+
<i>Blatticola</i>		+					
<i>Robertia</i>	+						
<i>Gryllophila</i>			+				
<i>Johnstonia</i>	+						
<i>Thelastoma</i>	+	+					+
<i>Desmicola</i>	+						
<i>Travassosinema</i>	+						
<i>Indiana</i>			+				
<i>Pulchrocephala</i>			+				
<i>Buzionema</i>		+					
<i>Mohibiella</i>			+				
<i>Chitwoodiella</i>			+				
<i>Mirzaiella</i>			+				
<i>Pteronemella</i>			+				

TABLEAU II. — Spectre d'hôtes des genres de la famille des Pharyngodonidae (Oxyurida), selon la nomenclature de Petter et Quentin, 1976).

Genre	Hôtes					
	Poissons	Amphibiens	Lézards	Tortues terrestres (Testudinidae)	Rongeurs	Primates
<i>Travnema</i>	+					
<i>Callistoura</i>						+
<i>Ctenodactylina</i>					+	
<i>Pharyngodon</i>			+			
<i>Spauligodon</i>			+			
<i>Skrjabinodon</i>			+			
<i>Parathelandros</i>		+				
<i>Ichthyouris</i>	+					
<i>Veversia</i>			+			
<i>Thelandros</i>			+			
<i>Synodontisia</i>	+					
<i>Cithariniella</i>	+					
<i>Laurotravassoxyuris</i>	+					
<i>Batracholandros</i>		+				
<i>Paralaeuris</i>			+			
<i>Ozolaimus</i>			+			
<i>Alaeuris</i>			+	+		
<i>Mehdiella</i>				+		
<i>Tachygonetria</i>			+	+		
<i>Thaparia</i>				+		
<i>Ortleppnema</i>				+		

I — Gamétogenèse des Oxyures

Mise en évidence de l'haplodiploïdie

La première étude de la gamétogenèse chez un oxyure est celle de Meves (1920) sur *Passalurus ambiguus* (Famille des Oxyuridae). Il affirme avoir vu soit trois, soit quatre chromosomes dans les spermatides, ce qui conduit Walton (1924) à dire qu'il y a sept chromosomes chez le mâle et huit chez la femelle. Cela indiquerait un système XO pour la détermination du sexe. Dans le même article, Walton conclut à l'existence d'un système XO chez *Syphacia obvelata* (Famille des Oxyuridae), les mâles ayant 15 et les femelles 16 chromosomes. Plus récemment, la détermination du sexe par un système XO est affirmée par Goswami (1976a, b, 1977) chez *Aspiculuris kazakhstanica* (Famille des Heteroxyenematidae); les femelles auraient 12 chromosomes et les mâles 11.

Des études non encore publiées sur la gamétogenèse chez *Syphacia obvelata* et *Aspiculuris tetraptera* indiquent que Walton et Goswami se sont trompés. Chez

TABLEAU III. — Spectre d'hôtes des genres de la famille des Oxyuridae (Oxyurida), (selon la nomenclature de Petter et Quentin, 1976).

Genre	Hôtes						
	Oiseaux	Marsupiaux	Rongeurs	Lagomorphes	Primates	Dermoptères	Ongules
<i>Lemuricola</i>			+		+		+
<i>Trypanoxyuris</i>					+		
<i>Enterobius</i>					+		
<i>Austroxyuris</i>		+					
<i>Macropoxyuris</i>		+					
<i>Paraustroxyuris</i>		+					
<i>Potoroxyuris</i>		+					
<i>Oxyuris</i>							+
<i>Passalurus</i>				+			
<i>Auchenacantha</i>						+	
<i>Zenkoxyuris</i>			+				
<i>Citellina</i>			+				
<i>Skrjabinema</i>							+
<i>Hoplodontophorus</i>			+				
<i>Hilgertia</i>			+				
<i>Sypharista</i>			+				
<i>Acanthoxyuris</i>			+				
<i>Heteromyoxyuris</i>			+				
<i>Protozoophaga</i>			+				
<i>Evaginuris</i>			+				
<i>Helminthoxys</i>			+				
<i>Octodontoxys</i>			+				
<i>Syphacia</i>	+						

S. obvelata les chromosomes sont au nombre de 8 chez la femelle et de quatre chez le mâle. Chez *Aspiculuris tetraptera*, ils sont au nombre de 12 et 6 chez la femelle et le mâle respectivement. Dans les deux cas il y a haplodiploïdie : les femelles sont issues d'œufs fécondés et diploïdes tandis que les mâles sont issus d'œufs non fécondés et haploïdes.

L'haplodiploïdie a déjà été mise en évidence chez 12 espèces et sous-espèces de Pharyngodonidae (Adamson, 1981 ; Adamson et Petter, 1983a, b) et est ainsi connue chez trois des quatre familles de l'ordre des Oxyurida. Il est donc très intéressant de savoir si l'haplodiploïdie caractérise la famille des Thelastomatidae, parasites d'Arthropodes, qui renferme les formes les plus primitives et anciennes de l'ordre.

TABLEAU IV. — Spectre d'hôtes de genres de la famille des Heteroxynematidae (Oxyurida), (selon la nomenclature de Petter et Quentin, 1976).

Genre	Hôtes		
	Rongeurs	Lagomorphes	Oiseaux
<i>Syphaciella</i>			+
<i>Eudromoxyura</i>			+
<i>Heteroxynema</i>	+		
<i>Dermatopallarya</i>	+		
<i>Dentostomella</i>	+		
<i>Aspiculuris</i>	+		
<i>Rauschoxyuris</i>	+		
<i>Fastigiuris</i>		+	
<i>Dermatoxys</i>		+	
<i>Labriostomum</i>		+	
<i>Cephaluris</i>		+	

Matériel examiné

Deux espèces appartenant à la famille des Thelastomatidae, récoltées dans l'intestin postérieur du Diplopode *Archispirostreptus tumuliporus* provenant de l'Arabie Saoudite. Nous désignons les espèces comme *Thelastoma* sp. et *Hammer-schmidtella* sp.

La mise en évidence des chromosomes

Des Nématodes adultes vivants sont placés individuellement dans une solution de chlorure de sodium à 0,5 % sur des lames ; l'appareil génital est isolé et le reste du Ver éliminé.

Le fixateur (6 à 8 % de formol concentré dans une solution composée de trois volumes d'éthanol pour un volume d'acide acétique) est ajouté goutte à goutte sur le spécimen ; la lame, avec l'appareil génital collé dessus, est conservée dans du fixateur frais pendant une nuit.

Les spécimens sont colorés à l'hématoxyline (2,0 % dans une solution à 50 % d'acide propionique). Une goutte du colorant est mise sur le spécimen. Une aiguille en fer est introduite dans le colorant et remuée jusqu'à ce que le colorant devienne brun foncé. Les spécimens sont écrasés entre lame et lamelle et les préparations lutées.

Les œufs ne se développent pas dans l'utérus et, pour mettre en évidence les chromosomes des stades de segmentation, des femelles adultes ont été disséquées et incubées pendant 12 à 18 heures dans de l'eau avant d'être mises sur une lame, fixées et colorées.

Résultats

Le déroulement de la gamétogenèse est semblable chez les deux espèces. Nous donnons une planche de figures (fig. 1) de la gamétogenèse et de la segmentation.

FIG. 1. — A à C) chromosomes de *Hammerschmidtella* sp. provenant du Diplopode *Archispirostreptus tumuliporus*. A : zone de transformation du testicule ; B : les bivalents dans un œuf dans l'utérus ; C : chromosomes de deux embryons.

D à G) chromosomes de *Thelastoma* sp. provenant du même hôte. D : chromosomes chez le mâle : a) zone germinative du testicule, b) zone de transformation ; E : bivalents dans un œuf dans l'utérus ; F : zone germinative de l'ovaire ; G : chromosomes de deux embryons.

Spermatogenèse. Le testicule est divisé en trois zones :

1) la zone germinative prend son origine à l'extrémité aveugle du testicule ; elle est caractérisée par des spermatogonies avec de gros noyaux d'interphase ; un nucléole est présent et la chromatine, granuleuse ou finement filamenteuse, est peu colorée. Les plaques métaphasiques comptent cinq (chez *Hammerschmidtella* sp.) ou

quatre (chez *Thelastoma* sp.) courts chromosomes en formes de bâtonnet, dont les contours sont lisses ;

2) la zone de croissance occupe la plus grande partie du testicule et est caractérisée par des spermatocytes primaires, dont les noyaux sont petits et très colorés. Cette zone est dépourvue de mitoses ;

3) la zone de transformation est située juste en avant de la vésicule séminale. Elle est caractérisée par des spermatocytes en cours de division. Les chromosomes dans les plaques métaphasiques sont très courts et frisés.

Ovogenèse. L'ovaire est divisé en une zone germinative très courte et en une longue zone de croissance.

Les noyaux interphasiques dans la zone germinative sont identiques à ceux trouvés chez le mâle, mais les plaques métaphasiques contiennent dix (chez *Hammerschmidtella*) ou huit (chez *Thelastoma*) chromosomes en forme de bâtonnet. Le commencement de la méiose est marqué par la disparition du nucléole ; les chromosomes se condensent en bloc et sont très colorés. Au stade zygotène, les chromosomes sont dédoublés et orientés vers un des pôles du noyau. Un gros nucléole peu coloré apparaît ; les chromosomes deviennent progressivement moins colorés et plus filamenteux (stade diplotène) dans la zone de croissance.

Les oocytes mûrs ont un noyau volumineux avec un gros nucléole, des chromosomes très filamenteux et peu colorés. Dans l'oviducte, la coque de l'œuf, constituée seulement par une fine membrane, commence à se former ; les chromosomes se condensent formant cinq (chez *Hammerschmidtella*) ou quatre (chez *Thelastoma*) bivalents. La coque continue à être élaborée dans l'utérus ; un spermatozoïte est présent dans certains œufs utérins ; d'autres œufs, au contraire, ne sont pas fécondés.

Pendant la première division méiotique, les paires de chromosomes homologues se séparent : un groupe de cinq (*Hammerschmidtella*) ou quatre (*Thelastoma*) univalents passe dans un premier globule polaire, qui se retrouve sur la surface intérieure de la coque de l'œuf ; l'autre groupe se divise pour donner le pronoyau maternel et un deuxième globule polaire. Ce dernier reste dans le cytoplasme de l'œuf et disparaît pendant la segmentation. Le nombre de pronoyaux permet de distinguer les œufs fécondés (deux pronoyaux) de ceux qui ne le sont pas (un seul pronoyau).

Chromosomes de segmentation. Pour les deux espèces étudiées, nous avons pu trouver à l'intérieur de la même femelle des embryons haploïdes et des embryons diploïdes.

Conclusions

Les résultats cytologiques montrent que les deux espèces étudiées sont haplo-diploïdes. Ce type de reproduction est maintenant connu chez 16 espèces et sous-espèces d'Oxyures, appartenant à huit genres et représentant les quatre familles de l'ordre (tableau V). Vraisemblablement l'haplodiploïdie peut être considérée comme un caractère biologique supplémentaire pour définir l'ordre des Oxyurida.

TABLEAU V. — Nombre de chromosomes chez les oxyures.

Famille	Espèce	Sperma- togonie	Oogonie	Cellules de Segmentation	Auteur
Thelastomatidae	<i>Thelastoma</i> sp.	4	8	4 ou 8	ce travail ce travail
	<i>Hammerschmidtella</i> sp.	5	non observé	5 ou 10	
Pharyngodonidae	<i>Tachygonetria conica</i>	5	10	5 ou 10	Adamson et Petter (1983a)
	<i>T. dentata</i>	5	10	5 ou 10	
	<i>T. macrolaimus</i>	5	10	5 ou 10	
	<i>T. numidica</i>	5	10	5 ou 10	—
	<i>T. longicollis longicollis</i>	5	10	5 ou 10	
	<i>T. l. setosa</i>	5	10	5 ou 10	
	<i>T. l. pusilla</i>	non observé	10	5 ou 10	—
	<i>T. vivipara</i>	non observé	10	5 ou 10	
	<i>Mehdiella microstoma</i>	3	6	3 ou 6	
	<i>M. uncinata</i>	non observé	10	5 ou 10	Adamson et Petter (1983b) Adamson et Petter (1983a)
	<i>Thelandros alatus</i>	non observé	10	5 ou 10	
	<i>Gyrincola batrachiensis</i>	5	10	5 ou 10	Adamson et Petter (1983b) Adamson (1981c)
		4	8	4 ou 8	
Oxyuridae	<i>Syphacia obvelata</i>	4	8	4 ou 8	Adamson, non publié
Heteroxynematidae	<i>Aspiculuris tetraptera</i>	6	12	6 ou 12	—

II — Répartition de l'haplodiploïdie dans le règne animal

L'haplodiploïdie est un système de reproduction qui caractérise des groupes plus ou moins grands d'espèces voisines. Sauf des exceptions thélytoques (populations comprenant uniquement des femelles parthénogénétiques), tous les Rotifères Monogonantes (voir Wesenberg-Lund, 1923 ; Whitney, 1929 ; de Beauchamp, 1965) et tous les Thysanoptères (voir Shull, 1917 ; Pussard-Radulesco, 1930 ; Davidson and Ball, 1931) et Hyménoptères (voir Whiting, 1945) sont haplodiploïdes. En outre, cette forme de reproduction caractérise plusieurs familles et sous-familles d'Acariens (Oliver, 1971) et d'Homoptères (Morril and Back, 1911 ; Thomsen, 1927 ; Hugues-Schrader, 1948) ainsi que quelques genres de Coléoptères appartenant aux familles des Scolytidae (voir Entwistle, 1964) and Micromalthidae (voir Scott, 1936). Comme nous l'avons constaté, tous les Oxyures sont haplodiploïdes.

Les Diptères appartenant à la famille des Sciaridés et la plupart des Coccides Lécanoïdes ne sont pas considérés comme haplodiploïde puisque chez ces espèces le mâle est issu d'un œuf fécondé (White, 1973 ; Nur, 1971). Néanmoins, ces espèces ressemblent génétiquement aux espèces haplodiploïdes parce que les chromosomes d'origine paternelle deviennent hétérochromatiques et sont vraisemblablement inactifs chez le mâle. Le mâle est donc effectivement hemizygote. Chez une espèce de Coccide Lécanoïde, *Lecanium putnami*, les mâles sont issus d'œufs non-fécondés mais sont diploïdes, le nombre diploïde de chromosomes étant restitué par le fusionnement des deux premiers noyaux de segmentation (Nur, 1971). Comme chez les autres Lécanoïdes, une moitié des chromosomes devient hétérochromatique (et vraisemblablement inactif) plus tard dans le développement du mâle.

Bien qu'elles appartiennent à de nombreux groupes d'animaux, les formes haplodiploïdes se rapprochent les unes des autres par leur biologie. Chez presque toutes ces espèces, le point commun est que l'animal doit, pour effectuer son cycle, coloniser un hôte (animal ou végétal) ou un biotope particulier.

Les Rotifères monogonantes colonisent des flaques d'eau souvent temporaires (Birky et Gilbert, 1971). Les Thysanoptères et les Homoptères et Coléoptères haplodiploïdes colonisent des plantes (Shull, 1914 ; Pesson, 1951a ; Entwistle, 1964 ; Barber, 1913, 1918). Les Acariens haplodiploïdes sont parasites soit d'animaux, soit de plantes (Oliver, 1971). Chez les Hyménoptères, il y a une grande variété de cycles comprenant essentiellement des parasites et des espèces sociales (Whiting, 1945).

Chez ces espèces, une grande population se fait souvent à partir d'un nombre très réduit de colonisateurs. Les mâles sont souvent rares ou saisonniers. Chez les Rotifères, les mâles ne sont souvent produits qu'à la fin de plusieurs générations thélytoques (Maupas, 1890a, b, 1891) ; une alternance de thélytoquie et d'haplodiploïdie existe aussi chez certains Hyménoptères et chez le Coléoptère haplodiploïde, *Micromalthus debilis* (Doncaster, 1910, 1911, 1916 ; Ledoux, 1949 ; Barber, 1913, 1918). Chez certains Acariens haplodiploïdes, les femelles produisent un petit nombre de descendants mâles et, ensuite, fécondées par ces mâles, produisent une génération uniquement femelle (Schrader, 1923 ; Oliver, 1962). Le nid des Hyménoptères sociaux ne comprend

que les descendants d'une seule femelle ; les mâles ne sont produits que d'une façon saisonnière. Chez les Scolytides haplodiploïdes, la femelle pond ses œufs en petits groupes, fondant ainsi des colonies familiales (Entwistle, 1964).

Ainsi, l'haplodiploidie semble apporter des avantages surtout dans les cycles biologiques nécessitant la colonisation d'un biotope par un petit nombre de fondateurs, ce qui implique, du même coup, une forte consanguinité.

III — Obstacles à l'apparition de l'haplodiploidie

De nombreux auteurs (Whiting, 1945 ; Hartl et Brown, 1970 ; White, 1973) ont suggéré que la rareté des apparitions de l'haplodiploidie dans le règne animal s'explique par certaines difficultés posées par ce système de reproduction.

1 - Structure génétique de la population ancestrale

Puisque les mâles des espèces haplodiploïdes sont hémizygotes, les gènes récessifs sont exposés directement à la sélection dans la mesure où ils s'expriment chez le mâle. Comme le constate Brown (1964), l'apparition d'un tel système de reproduction est improbable chez toute espèce qui dépend de l'hétérozygotie.

Par contre, l'haplodiploidie se prête aux cycles biologiques où il y a une consanguinité élevée, puisque les gènes récessifs létaux y sont très rares.

Nous ne savons pas si les ancêtres des oxyures étaient haplodiploïdes avant de devenir parasites ou si la vie parasitaire a précédé l'apparition de l'haplodiploidie. En tous cas les hôtes les plus anciens des oxyures, les Diplopodes, occupent un biotope très limité ; il est probable que leurs parasites subissent une consanguinité élevée.

2 - Déclenchement de l'embryogenèse en l'absence de fécondation

Les œufs qui donnent les mâles chez les espèces haplodiploïdes ne sont pas fécondés. Chez certains Nématodes, la fécondation est souvent considérée comme importante pour stimuler le développement de l'œuf (Foor, 1967 ; Lejambre et Georgi, 1970 ; Bird, 1971) et il est vrai que le développement parthénogénétique est rare chez les Nématodes parasites d'animaux. Néanmoins, vu le grand nombre d'espèces de Nématodes libres ou phytoparasites (Triantaphyllou, 1971 ; Anya, 1976) qui se reproduisent parthénogénétiquement, le développement de l'œuf sans fécondation ne semble pas être une difficulté importante chez les Nématodes.

3 - Type de la formule chromosomique déterminant le sexe

Certains systèmes pour la détermination du sexe ne se prêteraient que difficilement à l'apparition de l'haplodiploidie. Par exemple, chez les Mammifères où le sexe est déterminé par la présence ou l'absence d'un chromosome « Y », tout embryon haploïde serait femelle. Il en est de même chez des animaux tels que *Drosophila*, où le sexe est déterminé par un équilibre entre les effets du chromosome « X » et ceux des

autosomes. Ainsi, l'haplodiploïdie n'est apparue que dans les groupes où le sexe est déterminé par un système du type XO. En fait White (1973) affirme que l'haplodiploïdie peut être considérée comme un système génétique où il y a plusieurs chromosomes « X », mais pas d'autosomes, c'est-à-dire $X_1 \dots X_n, O$.

4 - Manque de viabilité du tissu haploïde

Une fois commencé, le développement du mâle doit continuer malgré un génome haploïde. Lorsqu'on parle de l'haploïdie des mâles, on parle uniquement des spermatogonies. Les tissus animaux haploïdes sont peu viables et il est probable que la ploïdie des tissus somatiques chez le mâle soit augmentée dans le cours du développement.

Un exemple de la variabilité de la ploïdie chez un individu selon le tissu est donné par *Icerya purchasi*, une Coccide (Homoptera) haplodiploïde (Hughes-Schrader, 1927). Les femelles sont hermaphrodites. La partie mâle de la gonade est haploïde et la spermatogenèse se passe sans réduction chromatique ; la partie femelle est diploïde et l'ovogenèse comprend une méiose normale.

5 - Nécessité d'une modification de la spermatogenèse

La spermatogenèse chez les espèces haplodiploïdes est nécessairement modifiée pour éviter la réduction du nombre de chromosomes déjà haploïde chez le mâle.

Chez les Scolytidés (Coleoptera) haplodiploïdes, les spermatocytes subissent deux divisions mitotiques (Takenouchi et Tagaki, 1967), donc, chaque spermatocyte primaire donne quatre spermatides haploïdes. Chez certains Hyménoptères et chez le Coléoptère *Micromalthus debilis*, il y a deux divisions de maturation, dont la première est abortive et la deuxième donne deux spermatides haploïdes (Peacock et Gresson, 1931 ; Torvik-Greb, 1935 ; Scott, 1936). Chez d'autres Hyménoptères, une seule division existe (Whiting, 1947). Chez les espèces haplodiploïdes appartenant aux Rotifères, Homoptères et Acariens, la méiose, chez le mâle, est remplacée par une seule division mitotique (Whitney, 1929 ; Tausen, 1927 ; Hughes-Schrader, 1930 ; Schrader, 1923).

Chez les Oxyures, il n'y a qu'une division de maturation des spermatocytes. Les chromosomes de cette division ressemblent plus aux chromosomes méiotiques qu'aux chromosomes mitotiques vus dans les spermatogonies, par exemple ; ils sont très contractés et frisés (Adamson et Petter, 1983b). La méiose chez la femelle commence par la formation de paires de chromosomes homologues qui se séparent pendant la première division. Chez le mâle, il n'y a pas de chromosomes homologues et tout se passe comme si la méiose ne débutait qu'au commencement de la deuxième division. Ainsi, la modification de la méiose chez le mâle, loin de demander des changements compliqués, n'est peut-être qu'une conséquence directe de l'haploïdie.

6 - Nécessité de féconder une partie et seulement une partie de la ponte

L'haplodiploïdie est un système de reproduction où le nombre de mâles dans la population correspond au nombre d'œufs non fécondés dans la ponte. Donc, pour

assurer la présence des mâles, les femelles doivent nécessairement n'avoir qu'une partie de la ponte qui soit fécondée.

Le Thelastomidé *Desmicola skrjabini*, parasite d'un Diplopode africain, illustre une adaptation anatomique particulièrement simple pour atteindre ce but (Adamson, 1983b). Les femelles sont didelphes, mais un réceptacle séminal n'existe que sur une seule branche (la branche postérieure) de l'appareil génital. Apparemment, les œufs non fécondés donnant les mâles seraient produits dans la branche antérieure et les œufs fécondés donnant des femelles dans la branche postérieure.

Paramanov (1962) a suggéré que, chez certains nématodes parthénogénétiques, le développement de l'œuf pourrait être stimulé par des sécrétions de l'oviducte. Nous avons suggéré que, chez *Gyrinicola batrachiensis*, si certaines sécrétions attirent ou activent les spermatozoïdes et d'autres stimulent le développement de l'œuf (y compris la formation de la coque), un mélange d'œufs fécondés et non fécondés pourrait être assuré par un équilibre entre ces deux sortes de sécrétions (Adamson, 1983a).

Le contrôle du sexe de ses descendants par la femelle est connu depuis longtemps chez les abeilles (Dzierzon, 1845). C'est un phénomène qui semble assez général chez les Hyménoptères ; la spermathèque est en forme de poche sur l'oviducte et son ouverture est contrôlée par un muscle soumis à la volonté de la femelle (Bernard, 1951).

IV — Description des différentes stratégies écologiques et éthologiques associées à l'haplodiploïdie

1 - Spanandrie

Fischer (1930) a démontré que, chez la plupart des espèces, le sex-ratio est égal à l'unité ; ceci, malgré le fait que les populations caractérisées par la spanandrie (sex-ratio très en faveur des femelles) aient un potentiel reproductif plus élevé. Le raisonnement est le suivant : si une population comprend, par exemple, 90 % de femelles et 10 % de mâles, il est beaucoup plus facile pour un mâle de trouver une femelle que pour une femelle de trouver un mâle. Les femelles qui produisent davantage de descendants mâles seront donc favorisées par la sélection jusqu'au point où le sex-ratio devienne égal à l'unité.

En admettant l'hypothèse précédente, la spanandrie peut être sélectionnée chez certaines espèces dont le cycle est caractérisé par une consanguinité élevée. Hamilton (1967) remarque que la plupart de ces espèces sont haplodiploïdes. En fait, deux caractéristiques rendent les espèces haplodiploïdes bien adaptées à la spanandrie :

- a) les gènes récessifs létaux sont très rares et, par conséquent, ces espèces tolèrent une consanguinité importée ;
- b) les mécanismes adaptatifs qui permettent à une femelle haplodiploïde d'assurer un mélange d'œufs fécondés et non fécondés dans la ponte pourraient servir à contrôler le sex-ratio des descendants.

Nous connaissons deux sortes de cycles qui pourraient entraîner la spanandrie.

Le premier est donné comme exemple par Hamilton. Une femelle fécondée colonise un hôte (ou un biotope particulier) ; elle produit des descendants, qui restent dans le même hôte et s'accouplent entre eux ; les femelles ainsi fécondées partent pour chercher un nouvel hôte. Des cycles semblables sont connus chez certains Thysanoptères (voir Pussard-Radulesco, 1930), plusieurs Hyménoptères (Bridwell, 1920 ; Grandi, 1929 ; Hamilton, 1967), des Scolytides haplodiploïdes (Entwistle, 1964). Dans un tel cycle, une femelle fondatrice a « intérêt » à ne produire que le nombre nécessaire de descendants mâles pour féconder tous les descendants femelles ; un mâle pouvant féconder plusieurs femelles, la spanandrie est fréquente.

Une deuxième sorte de cycle qui entraîne la spanandrie est illustrée par l'Acarien haplodiploïde *Histiostoma murchiei*, parasite des cocons d'Oligochètes terrestres en Amérique du Nord (Oliver, 1962). La génération colonisatrice de cette espèce comprend uniquement des femelles non fécondées. Une fois dans l'hôte, la femelle pond un petit nombre d'œufs haploïdes, qui se développent rapidement en donnant des mâles ; elle s'accouple avec ces mâles afin de pondre un grand nombre d'œufs fécondés, qui donneront la prochaine génération colonisatrice. Des accouplements entre mère et fils, assez fréquents chez les Acariens haplodiploïdes (Volkonsky, 1940 ; André, 1949 ; Oliver, 1962), se trouvent aussi chez des Rotifères (Tannreuther, 1919, 1920), Hyménoptères (Browne, 1922 ; Van Enden, 1931), *Micromalthus debilis* (Barber, 1913, 1918), les Scolytides haplodiploïdes (Entwistle, 1964 ; Norris et Baker, 1968) et les Oxyures (Adamson, 1981 d).

Dans la première sorte de cycle, la consanguinité vient des accouplements entre frères et sœurs et n'exige pas l'haplodiploïdie. Par contre, le deuxième cas exige qu'une femelle produise des descendants mâles parthénogénétiquement et ne peut être réalisé que par une espèce haplodiploïde.

2 - Ponte agglomérée

Aucun autre groupe de Nématodes ne contient autant d'exemples d'adaptations pour agglomérer la ponte que l'ordre des Oxyuridae. Chez *Gryllophila*, les œufs sont pondus en chaîne, réunis les uns aux autres par une substance muqueuse. Chez *Binema Mirzaiella*, *Chitwoodiella*, *Indiana*, *Pulchrocephala* et *Pseudonymus*, les œufs possèdent des filaments qui les attachent les uns aux autres ; dans certaines espèces, des paquets d'œufs ainsi formés sont entourés par une capsule membraneuse (Basir, 1956 ; Leiersperger, 1960 ; Jarry, 1964). Chez *Cameronia*, les œufs sont collés entre eux (Leiersperger, 1960), et les œufs de *Cephalobellus ovumglutinosus* sont couverts d'une substance collante qui sert peut-être à les agglomérer (Van Waerebeke, 1978). Chez *Passalurus ambiguus*, un tube de ponte réunit tous les œufs de la femelle (Hugot, Bain et Cassone, 1982), et la ponte est incorporée dans une oothèque chez *Wellcomeia* (voir Hugot, 1982).

Chez beaucoup d'Oxyures qui ne semblent avoir aucune adaptation spéciale pour agglomérer la ponte, la ponte œuf par œuf est rare ; les femelles pleines d'œufs passent à l'extérieur dans les fèces. Ainsi, chaque femelle représente une ponte agglomérée (voir, par exemple, le cas de *Pharyngodon spinicauda* cité par Seurat, 1920).

La ponte agglomérée assure qu'un hôte s'infeste avec plusieurs individus à la fois et ces individus sont descendants de la même femelle. Ainsi, ce phénomène augmente les chances d'accouplement entre frères et sœurs et le cycle se rapproche de celui traité par Hamilton (1967).

3 - Poecilogonie chez les Oxyures — Accouplements entre mère et fils

La plupart des Oxyures ne peuvent se conserver grâce à un cycle du type de celui d'*Histiostoma murchiei*, puisque les femelles adultes se trouvent dans l'intestin de l'hôte et que les œufs passent nécessairement dans le milieu extérieur. Il est donc peu probable qu'une femelle soit fécondée par ses descendants mâles. Cependant, chez certaines espèces d'Oxyures, le phénomène de poecilogonie permet, au moins en théorie, de tels accouplements.

La poecilogonie est la production par une espèce de plus d'une sorte d'œufs. Ce phénomène est extrêmement rare chez les Nématodes, mais plusieurs cas sont connus chez les Oxyures :

- chez les trois espèces de *Gyrincola* parasites de têtards, toutes caractérisées par la poecilogonie (Yamaguti, 1938 ; Dinnik, 1930 ; Volgar, 1959 ; Adamson, 1981a) ;
- chez l'espèce *Tachygonetria vivipara*, parasite d'*Uromastix acanthinurus* en Afrique du Nord (Seurat, 1912, 1913, 1920) ;
- chez deux espèces du genre *Alaeuris*, parasites d'*Iguana iguana* en Amérique du Sud (Petter, 1959).

Chez ces oxyures, il y a deux sortes d'œufs : l'une à coque épaisse, qui doit passer à l'extérieur avant de devenir infestante, et l'autre à coque mince, dont la larve est autoinfestante ; celle-ci est à l'origine d'un cycle endogène.

— Le cas de *Gyrincola*

Le cas le plus étudié est celui de *G. batrachiensis* en Amérique du Nord (Adamson, 1981a, b, c, d, 1983a). Les femelles de cette espèce sont didelphes et chaque branche de l'appareil génital produit des œufs différents.

Une sorte d'œufs prédomine dans une femelle donnée et il existe une alternance telle que les femelles qui proviennent d'œufs à coque épaisse produisent surtout des œufs à coque mince, et celles provenant des œufs à coque mince produisent surtout des œufs à coque épaisse.

Plus de 80 % des œufs à coque épaisse (stade colonisateur) sont diploïdes, si bien que la plupart des hôtes ne sont d'abord infestés que par des femelles. La plupart d'entre elles restent donc vierges et produisent parthénogénétiquement des œufs haploïdes ; ces œufs sont à coque mince, donc autoinfestants et il en résulte l'apparition immédiate d'une population de jeunes mâles. Les femelles sont alors fécondées par ces mâles ; elles continuent à produire des œufs autoinfestants, mais, cette fois, ce sont des œufs diploïdes aussi bien qu'haploïdes. Les femelles de cette deuxième génération produisent presque exclusivement des œufs à coque épaisse, qui passent dans le milieu extérieur pour recommencer le cycle. Ainsi, le cycle de cette espèce

ressemble au cycle d'*Histiostima murchiei*; cependant, chez *G. bataviensis*, outre les accouplements entre mère et fils dans la génération colonisatrice les accouplements entre frères et sœurs sont possibles dans la deuxième génération.

— Le cas de *Tachygonetria vivipara*

Chez *T. vivipara*, ainsi que chez les deux espèces d'*Alaeuris* où la poecilogonie est connue, il y a deux sortes de femelles (poecilogynie) : des femelles ovipares produisent des œufs à coque épaisse et des femelles ovivipares (larvipares dans la terminologie de Seurat) produisent des œufs autoinfestants.

Nous avons pu faire quelques observations sur *T. vivipara*, qui suggèrent que la biologie de cette espèce se rapproche de celle de *Gyrinicola* (voir Adamson et Peter, 1983b pour des détails) :

a) nous avons pu récolter des adultes dans les fèces d'*Uromastix acanthinurus* du mois de novembre 1982 au mois de mars 1983. Presque toutes les femelles récoltées entre novembre et janvier étaient ovovivipares ; entre janvier et le début de mars, très peu d'adultes ont été trouvés et presque toutes les femelles récoltées au mois de mars étaient ovipares ;

b) les femelles ovovivipares (de novembre à janvier) avaient très peu d'œufs (1 à 5) ; nous n'avons observé qu'une seule division dans ces œufs et celle-ci comptait 3 chromosomes. Les femelles ovipares (de mars) contenaient souvent plus de vingt œufs. Nous avons pu compter les chromosomes de 179 embryons provenant de 68 femelles fécondées ; 51 en avaient 3 et 128 en avaient 6, donc un sex-ratio de 1/2,5 en faveur des femelles.

Donc, selon toute vraisemblance, *T. vivipara* a un cycle proche de celui de *Gyrinicola*, avec alternance entre une génération ovovivipare (cycle endogène) et une génération ovipare (cycle exogène ou colonisateur), ce dernier ayant une spanandrie prononcée.

La spanandrie de *Gyrinicola*, de *Tachygonetria* et d'*Histiostoma* permet une colonisation plus facile de l'hôte. Un mâle isolé chez son hôte est perdu. Une femelle, par contre, peut assurer avec succès une colonisation du milieu en produisant parthénogénétiquement des mâles et, dans un second temps, après avoir été fécondée par ces mâles, en produisant une progéniture femelle. De tels accouplements sont facilités par le fait que les mâles se développent beaucoup plus rapidement que les femelles.

4 - Progenèse du mâle

Chez certains groupes de Nématodes, le dimorphisme sexuel porte sur des structures qui n'ont aucun rapport direct avec la reproduction (par exemple, l'œsophage ou la capsule buccale). Dans ces cas, le mâle présente un état plus primitif que celui de la femelle (Chitwood et Wehr, 1934 ; Osche, 1952, 1960). Osche interprète ce phénomène comme une paedomorphose : conservation chez le mâle de certains caractères juvéniles.

Dans une mise au point sur le sujet, Gould (1977) remarque que la paedomor-

phose peut résulter de deux phénomènes différents, la néoténie et la progénèse. Dans la néoténie, le développement des tissus somatiques (ou une partie de ceux-ci) est retardé, si bien qu'à l'âge de la reproduction, l'animal conserve une morphologie plus ou moins juvénile. Dans la progénèse, le développement des tissus sexuels est accéléré avec le même résultat morphologique. Pour distinguer ces deux phénomènes, il faut donc comparer la vitesse de maturation de la forme paedomorphique avec celles des formes voisines. La forme progénétique est plus petite et mûrit plus rapidement que ses voisines, la forme néoténique est de même taille ou plus grande que ses voisines et mûrit plus lentement qu'elles.

Gould estime que chacun de ces deux phénomènes correspond à une stratégie différente. La progénèse se trouvera sélectionnée chez les animaux vivant dans des conditions instables et, plus particulièrement, dans les cas de colonisation d'un milieu (sélection type -r) ; il y a nécessité d'une reproduction rapide.

La néoténie, caractérisée par un développement lent, ne se prête pas à des conditions instables. Par contre, dans les milieux stables (sélection type -k), toute une série de particularités anatomiques peuvent se révéler avantageuses ; la néoténie, en conservant certains caractères juvéniles, peut donc être sélectionnée.

Chez les oxyures, la paedomorphose des mâles est particulièrement prononcée (Dollfus et Chabaud, 1955 ; Osche, 1960 ; Leibersperger, 1960 ; Jarry, 1964). Il s'agit, selon toute vraisemblance, d'une progénèse et non pas d'une néoténie (Adamson, 1981b). Les mâles sont plus petits et mûrissent plus rapidement que les femelles.

Chez les autres formes haplodiploïdes, les mâles sont souvent décrits comme pygmées ou dégénérés, mais le terme progénétique nous semble plus correct. Chez les Rotifères Monogonantes, les mâles descendant des femelles mictiques sont beaucoup plus petits que leur mère et sont aptes à la reproduction dès leur naissance ou même avant (Maupas, 1890a, b, 1891 ; Tannreuther, 1919, 1920). Le dimorphisme sexuel est aussi très prononcé chez les Acariens haplodiploïdes, le mâle étant plus petit que la femelle ; chez certaines espèces, les mâles n'ont, comme les larves, que trois paires de pattes (André, 1949).

Le dimorphisme sexuel se manifeste de la même façon chez les Insectes haplodiploïdes (voir Pesson, 1951b pour le cas des Thysanoptères ; de nombreux exemples pour les Hyménoptères sont résumés dans Hamilton, 1967 ; voir aussi Entwistle, 1964 et Barber, 1918 pour les Coléoptères haplodiploïdes).

L'avantage de la progénèse des mâles est évident dans les cycles biologiques où les accouplements entre mère et fils sont fréquents. La progénèse du mâle est également importante chez les espèces où les accouplements s'effectuent entre frères et sœurs.

Dans ces cas, l'hôte (ou le biotope) est colonisé par plusieurs individus à la fois (phénomène des pontes agglomérées). Il y a donc, ici, concurrence entre les mâles ; les premiers qui mûrissent seront sélectionnés. La limite à ce phénomène vient de ce que la précocité des mâles ne leur est favorable que dans la mesure où les femelles sont déjà prêtes à la fécondation.

Un point extrême est atteint dans ce sens chez certains Oxyures de Mammifères (*Passalurus*, *Citellina*, *Auchenacantha*), où existe le phénomène d'insémination trau-

matique extragénitale. Chez ces espèces, la fécondation se fait par voie extragénitale avant que la vulve de la femelle ne soit formée (Hugot et coll., 1982 ; Hugot, comm. pers.). Ainsi, les mâles n'ont pas besoin d'attendre la maturation des femelles.

La progénèse des mâles et l'insémination traumatique coexistent également dans les cycles des Rotifères. Il existe même des cas où la femelle est fécondée par un de ses descendants mâles encore dans l'utérus (Tannreuther, 1919, 1920).

5 - Thélytoquie

Bien que les mâles soient produits parthénogénétiquement, l'haplodiploïdie est un système où il y a reproduction sexuée. Ceci n'est pas moins vrai pour les groupes tels que les Rotifères Monogonantes, où il peut y avoir de nombreuses générations asexuées avant que les formes sexuées soient formées.

Un des avantages les plus importants de la sexualité est le renouvellement à chaque génération sexuée du génome. Ainsi, les gènes se trouvent dans de nouvelles combinaisons et la diversité génétique est augmentée entre les descendants d'une femelle.

Comme nous l'avons vu, l'haplodiploïdie est souvent associée avec une biologie comprenant une consanguinité élevée. Plus la consanguinité devient importante, plus le taux d'homozygotie augmente dans l'espèce et plus les avantages de la sexualité diminuent. Il n'est donc pas étonnant que, chez presque toutes les lignées haplodiploïdes, des populations qui se reproduisent uniquement par thélytoquie soient apparues.

Dans certains biotopes (grands lacs, par exemple), les Rotifères Monogonantes se reproduisent souvent uniquement par thélytoquie (Wesenberg-Lund, 1923). La thélytoquie est l'unique forme de reproduction qui existe chez les Rotifères Bdelloïdes. Ces formes ressemblent beaucoup aux formes haplodiploïdes et représentent peut-être une lignée thélytoque dérivée des Rotifères Monogonantes.

La thélytoquie est assez répandue chez les Hyménoptères (voir Slodobchikoff et Daly, 1971), et se trouve dans toutes les lignées haplodiploïdes des Acariens (Oliver, 1971) et des Coccides (Nur, 1971). Selon Pringle (*in* : Suomalainen, 1950), le Coléoptère haplodiploïde *Micromalthus debilis* est thélytoque en Afrique du Sud.

La thélytoquie est très rare chez les Nématodes parasites d'animaux. Les seuls exemples connus viennent des oxyures. *Gyrinicola batrachiensis* comprend une race haplodiploïde chez les Anoures dont la vie larvaire est longue et de nombreuses races thélytoques chez les Anoures dont la vie larvaire est courte. Il est bien possible que la thélytoquie existe dans le complexe d'espèces de Thelastomidés parasites des Passalides, comme l'a suggéré Van Waerebeke (1973), puisque, pour la plupart des espèces, les mâles sont inconnus.

La thélytoquie apporte deux avantages principaux :

- a) elle augmente le potentiel reproductif, d'une part, parce que tous les individus produits sont femelles et, d'autre part, parce que la reproduction peut commencer à la maturité, sans attendre l'accouplement ;
- b) elle entraîne souvent une augmentation d'hétérozygotie. L'importance de celle-ci dépend du type de la thélytoquie.

Dans la thélytoquie apomictique, il n'y a pas de méiose et les descendants sont génétiquement identiques à leur mère. Les changements génétiques viennent uniquement des mutations ; ces formes évoluent vers une hétérozygotie de plus en plus forte.

Dans la thélytoquie automictique, la méiose est normale et aboutit à un œuf haploïde. Les conséquences génétiques dépendent de la façon dont la diploïde se rétablit (White, 1973). La fusion des noyaux de segmentation entraîne une homozygotie complète et semble un phénomène assez rare. Plus souvent, le pronoyau fusionne avec un des corps polaires, ce qui assure une hétérozygotie au moins partielle.

Dans tous les cas, sauf celui où il y a une fusion des noyaux de segmentation, lorsqu'elles sont apparues, les combinaisons génétiques avantageuses peuvent passer d'une génération à l'autre, avec une fidélité qui est impossible chez les formes à reproduction sexuée.

L'apparition de la thélytoquie est facilitée par deux caractéristiques chez les formes haplodiploïdes :

- a) certains des œufs (ceux qui vont donner des mâles) se développent sans fécondation ;
- b) la gamétogenèse chez le mâle se passe sans réduction du nombre des chromosomes.

V — Évolution des stratégies écologiques et éthologiques chez les Oxyures

1 - Hôtes Invertébrés

a) *Vie grégaire des hôtes primitifs*

Les hôtes les plus anciens des Oxyures, les Diplopodes et les Blattes, habitent des biotopes limités et souvent protégés ; au moins, dans le cas des Blattes, ils sont grégaires. Ces hôtes mangent presque tout le temps, ce qui assure à leurs Oxyures parasites, les Thélastomatidés, une ingestion très régulière des stades infestants.

Les œufs des Thélastomatidés sont pondus dans la lumière intestinale et passent à l'extérieur avec les fèces. Ils ne sont jamais embryonnés à la ponte et ont besoin d'un élément dans le milieu, peut-être d'oxygène, avant que l'embryon ne se développe (Dobrovolsky & Ackert, 1934 ; Leibersperger, 1960).

Chez les Diplopodes et les Blattes, tous les individus sont infestés et le taux d'infestation est souvent élevé. Il existe une concurrence entre les mâles pour féconder les femelles dans le même individu-hôte. La maturation précoce du mâle lui est donc avantageuse.

b) *Ponte agglomérée des Oxyures*

La progénèse du mâle pourrait être désavantageuse pour les Oxyures chez des hôtes moins grégaires ou qui habitent des biotopes moins protégés que les Blattes. En effet, la vie éphémère du mâle aggrave le problème de la rencontre des sexes, posé par la dispersion des stades infestants chez les hôtes.

Chez sept des neuf genres de Thélastomatidés, qui se trouvent chez les Gryllotalpidés, les femelles pondent leurs œufs en petits paquets (ponte agglomérée). Cette adaptation fait que l'hôte s'infeste avec plusieurs individus comprenant les deux sexes à la fois. Ainsi, les œufs de *Cameronia* sont collés l'un à l'autre ; ceux de *Binema*, *Mirzaiella*, *Indiana*, *Pulchrocephala* et *Chitwoodiella* sont attachés l'un à l'autre par des filaments, et ceux de *Gryllophila* sont pondus en chaînes muqueuses (Basir, 1956 ; Leibersperger, 1960). Ces paquets ou chaînes renferment entre 2 et une douzaine d'œufs. Puisque ces œufs sortent tous de la même femelle, cette adaptation implique une certaine consanguinité.

Les Coléoptères aquatiques appartenant à la famille des Hydrophilidae sont souvent infestés par les Thélastomatidés du genre *Pseudonymus*. S'il n'existait aucune adaptation à la vie aquatique de l'hôte, les œufs de ces Oxyures auraient une tendance à se disperser dans l'eau et à se perdre au fond de la mare. Les œufs de *Pseudonymus* sont pourvus de deux ou quatre filaments, qui entourent la coque lorsque l'œuf est dans l'utérus, mais qui se déroulent au contact de l'eau (Gyory, 1856 ; Leibersperger, 1960). Leibersperger constate que ces filaments attachent les œufs les uns aux autres et, en plus, permettent aux œufs de s'attacher à la végétation aquatique sur laquelle l'hôte prend sa nourriture.

2 - Hôtes Vertébrés

Les contraintes posées pour la rencontre des sexes par la dispersion des œufs et la vie éphémère du mâle deviennent très importantes chez les Oxyures de Vertébrés. Ces hôtes occupent souvent des biotopes ouverts et étendus.

a) Augmentation du nombre d'œufs

La plus simple des adaptations contre la dispersion des œufs est une augmentation de leur nombre, ce qui est généralement accompagné par une augmentation de la taille de la femelle. Les Thélastomatidés dépassent rarement 5 mm de long et contiennent souvent moins de 100 œufs par femelle (Leibersperger, 1960). Les données précises sont rares pour les Oxyures de Vertébrés. Boecker (1953) estime à 1 000 et 2 000 le nombre d'œufs chez *Passalurus ambiguus* (Oxyures de lapins), mais il y en a sûrement beaucoup plus chez l'Oxyure du Cheval, *Oxyurus equi*, dont la femelle, bourrée d'œufs, est longue de 10 cm environ.

b) Poecilogonie

La poecilogonie demande des modifications très importantes, ce qui, probablement, limite sa fréquence à trois genres de Pharyngodonidae. Elle semble répondre également au problème de la rencontre des sexes. Les études sur *G. batrachiensis* et *T. vivipara* (voir Seurat, 1912, 1913 ; Adamson, 1981b, c, d, 1983, Adamson et Petter, 1983b) suggèrent que la poecilogonie chez les Oxyures est toujours associée à la même sorte de cycle. La génération colonisatrice comprend surtout des femelles (spanandrie). En l'absence de mâles, celles-ci sont capables d'en produire parthéno-

génétiquement. Les accouplements entre mère et fils impliqués dans ce cycle nécessitent trois adaptations en même temps : l'haplodiploïde, une maturation très rapide des mâles et des œufs auto-infestants.

Les œufs auto-infestants permettent à une femelle de produire des descendants mâles, qui mûrissent dans le même hôte qu'elle, mais lui permettent aussi, après avoir été fécondée d'augmenter le nombre de femelles à l'intérieur de l'hôte.

c) *Ponte agglomérée*

La ponte agglomérée semble l'adaptation la plus fréquente contre la dispersion des œufs chez les Oxyures de Vertébrés.

Chez les Pharyngodonidae, elle est souvent formée, tout simplement, par la femelle gravide, qui passe à l'extérieur dans les fèces. Seurat (1920) signale cette forme de ponte chez *Pharyngodon*, et nous l'avons remarquée chez les Oxyures de Tortues terrestres et d'*Uromastix*.

Des travaux récents (Hugot et coll., 1982 ; Hugot, 1982) montrent que la ponte agglomérée chez les Oxyures de Mammifères entraîne souvent des néoformations. Le tube de ponte chez *Passalurus* et l'oothèque chez *Wellcomeia* en sont deux exemples. Quel que soit le système, le résultat est le même : l'hôte s'infeste avec plusieurs œufs à la fois venant de la même femelle.

d) *La ponte péri-anale et la surinfestation*

La ponte péri-anale est une autre adaptation contre la dispersion des œufs : les œufs sont pondus souvent dans un stade de développement très avancé autour de l'anus de l'hôte. La ponte péri-anale est donc un type particulier de ponte agglomérée, puisque les femelles, sorties de l'anus, pondent tous leurs œufs en même temps. Bien que les études biologiques sur les Oxyures soient rares, ce phénomène a été constaté chez les Oxyures de Rongeurs (voir Prince, 1950 ; Hsu, 1951 ; Chan, 1951, 1952), de Lagomorphes (voir Kharichkova, 1946), d'Ongulés (voir Schul'z et Kankrov, 1928 ; Schad, 1957) et de Primates (Cobbold, 1864 ; Leuckart, 1876). Les circonstances de l'infestation varient selon le groupe d'hôtes.

Les hôtes Ongulés des Oxyures vivent en troupeaux et sont de gros mangeurs d'herbe. Les œufs des Oxyures (appartenant aux genres *Oxyuris* et *Skrjabinema*) causent une irritation autour de l'anus de l'individu infesté. Ces œufs sont répandus sur l'arrière-train et sur le pâturage, lorsque l'hôte se frotte contre des arbres ou d'autres objets. Les parasites sont transmis d'un individu à l'autre lorsque les animaux se lèchent, ou lorsqu'ils sont introduits sur un pâturage contaminé.

Les Lagomorphes et les Rongeurs végétariens sont caecotrophes. Ils produisent deux sortes de fèces, dont une est mangée en sortant de l'anus. Ce comportement fait donc qu'un hôte infesté se réinfeste d'une façon très régulière. Ainsi, une grande population de parasites peut se faire à partir d'un petit nombre de fondateurs. Cette surinfestation assure la contamination du gîte et ses alentours par des stades infestants. De là, les Oxyures peuvent être transmis à d'autres individus.

Les Primates sont, en général, arboricoles et souvent non sédentaires. Il en résulte

que, dans la plupart des cas, leurs fèces tombent hors du biotope. Ce n'est donc que grâce à la ponte péri-anale que les Oxyures ont pu conquérir ce groupe d'hôte. Un hôte infesté se réinfeste facilement, lors de son toilettage, en introduisant les œufs dans la bouche avec les mains. Les parasites sont transmis d'un individu à l'autre, probablement par le grooming, et cette transmission serait facilitée par les surinfestations qui résultent du fait que l'hôte se réinfeste d'une façon régulière.

Il est probable qu'une ponte péri-anale existe aussi chez les Oxyures de Marsupiaux. Deux des quatre genres parasitent les Marsupiaux arboricoles (Phalangeridae) ; les deux autres genres se trouvent dans les Macropodidae et Potorooinae, les équivalents écologiques des Ongulés et Rongeurs respectivement.

e) *L'insémination traumatique*

L'insémination traumatique est un des phénomènes les plus curieux qui existent chez les Oxyures. Elle est connue chez certains Oxyures de Lagomorphes (*Passalurus*), de Rongeurs (*Citellina*) et de Dermoptères (*Auchenacantha*). Nous pensons que l'insémination traumatique chez les Oxyures peut être considérée comme le phénomène ultime de la proénese du mâle. Ce dernier phénomène est limité par le fait que la maturation précoce du mâle ne lui est favorable que dans la mesure où les femelles sont déjà prêtes à la fécondation. L'insémination traumatique permet à un mâle de féconder des femelles juvéniles avant que la vulve ne soit formée.

L'apparition de l'insémination traumatique est probablement issue des essais d'accouplement entre des mâles mûrs et des femelles du quatrième stade larvaire. Le spectre d'hôtes des Oxyures qui utilisent cette stratégie suggère que l'insémination traumatique est toujours associée avec la ponte agglomérée chez les Oxyures.

Ainsi, les conditions d'infestation entraînées par la ponte péri-anale rendraient les rencontres entre les mâles mûrs et les femelles du quatrième stade larvaire plus fréquentes. Une ponte péri-anale fait qu'un hôte est infesté par une ou plusieurs cohortes de parasites (chaque cohorte correspond, à notre sens, à une réinfestation et comprend donc des parasites du même âge). Selon Schüffner et Swellengrebel (1949), une cohorte chez *Enterobius vermicularis* peut comprendre de 100 à 1 000 individus.

Il existerait une concurrence entre mâles pour féconder les femelles de la même cohorte. Normalement, les femelles ne sont prêtes à la fécondation que lorsque la vulve est ouverte, c'est-à-dire après la quatrième mue. Une grande vitesse de maturation serait donc sélectionnée chez les mâles pour leur permettre de mûrir juste avant que les femelles ne finissent cette dernière mue. Ainsi, les rencontres entre des mâles mûrs et des femelles du quatrième stade seraient probablement fréquentes. Une telle insémination, une fois réussie, aurait de grandes chances d'être sélectionnée, puisqu'elle permettrait à un mâle de féconder une ou plusieurs femelles avant tout autre mâle.

Conclusions

L'ordre des Oxyurida est un des groupes les plus anciens de Nématodes parasites. Il se trouve dans les hôtes dont l'intestin postérieur est modifié en sac de fermentation. Ces hôtes sont surtout herbivores ou omnivores ; quelques Amphibiens et de

nombreux lézards insectivores représentent à ce point de vue des anomalies, mais les Lézards carnivores (Varanidae) n'hébergent jamais d'Oxyures. La plupart des hôtes des Oxyures sont terrestres et se nourrissent sur le sol ; cependant, les Primates, même arboricoles, hébergent un grand nombre d'espèces.

Le cycle biologique est toujours direct (il n'y a pas d'hôte intermédiaire). Le stade infestant se trouve dans un œuf qui passe dans le milieu extérieur.

Tous les Oxyures sont microphages, se nourrissant sur la microflore dans l'intestin postérieur de l'hôte. Étant donné leur régime, ils vivent dans la lumière de l'intestin, à la périphérie ou à l'intérieur du bol alimentaire. Contrairement à la plupart des parasites intestinaux, ils n'ont, à quelques exceptions près, aucun appareil de fixation à la muqueuse. Cela implique qu'ils sont vraisemblablement entraînés en peu de jours par le transit digestif et que leur vie dans l'intestin est de courte durée. La femelle doit être fécondée très rapidement. On comprend donc aisément que la progénèse du mâle soit un élément fondamental et constant dans la biologie de l'ordre.

Dans ce travail, nous avons mis en évidence l'existence d'un second caractère fondamental et constant des Oxyures : l'haplodiploïdie. Cette forme de sexualité a dû apparaître très tôt dans le cours de l'évolution des Oxyures ; elle représente un changement tellement important dans le mode de reproduction qu'une fois apparu dans une lignée, il est probablement impossible de revenir en arrière. Elle apporte, d'ailleurs, certains avantages aux espèces qui doivent coloniser un biotope particulier ou peupler ce biotope à partir de très peu d'individus.

La vie courte des Oxyures et, en particulier, celle du mâle, est un caractère biologique qui existe chez les hôtes les plus primitifs, Diplodopes et Blattes, qui sont des animaux grégaires. Ce caractère pose des problèmes pour la rencontre des sexes chez des hôtes moins grégaires. Toute une série d'adaptations existe chez les Oxyures de ces derniers hôtes pour remédier à la dispersion des œufs.

La plupart de ces adaptations implique une consanguinité, qui, probablement, est parfois très élevée. Comme nous l'avons constaté, les espèces haplodiploïdes ont une grande tolérance à la consanguinité et il est donc possible que les adaptations qui ont permis aux Oxyures de conquérir des hôtes non grégaires, et même des hôtes arboricoles sédentaires, soient rendues possibles aux Oxyures, en grande partie à cause de leur reproduction haplodiploïde.

Chez trois groupes de Mammifères parasités par les Oxyures (les Rongeurs, les Lagomorphes et les Primates), le foyer d'infestation n'est lié qu'à l'hôte lui-même. Le passage du parasite d'un hôte à l'autre ne peut s'effectuer que grâce à une surinfestation du premier hôte. Cette surinfestation est assurée par les comportements particuliers des hôtes : caecotrophie chez les Rongeurs et les Lagomorphes ; toilettage ou « grooming » chez les Primates.

REMERCIEMENTS. — Many of the ideas in this article grew from discussions (often quite lively ones) with A. G. Chabaud. Never content with simple listing of facts, however interesting they may be, he demanded deeper analysis and broader synthesis at every stage. When underlying explanations seemed most difficult to come by his broad knowledge of biology and fertile imagination were always helpful.

French not being my native language, the final state of this article is the result of extensive revision of my peculiar 'franglais'. This turned out to be not simply a linguistic feat, but a challenge in organization and presentation of biological ideas. For this, I am most grateful to my colleagues in the Laboratoire des Vers (MNHN, Paris) : O. Bain, N. Caillaud, A. G. Chabaud, M.-C. Durette-Desset, F. Miltgen, and A. J. Petter. I also thank A. K. Nasher (King Saud University, Saudi Arabia) who provided the diploid material.

BIBLIOGRAPHIE

- ADAMSON M. L. : *Gyrinicola batrachiensis* (Walton, 1929) n. comb. (Oxyuroidea ; Nematoda) from tadpoles in eastern and central Canada. *Can. J. Zool.*, 1981a, 59, 1344-1350.
- ADAMSON M. L. : Development and transmission of *Gyrinicola batrachiensis* (Walton, 1929) Adamson, 1981 (Pharyngodonidae ; Oxyuroidea). *Can. J. Zool.*, 1981b, 59, 1351-1367.
- ADAMSON M. L. : Studies on gametogenesis in *Gyrinicola batrachiensis* (Walton, 1929) (Oxyuroidea ; Nematoda). *Can. J. Zool.*, 1981c, 59, 1368-1376.
- ADAMSON M. L. : Seasonal changes in populations of *Gyrinicola batrachiensis* (Walton, 1929) in wild tadpoles. *Can. J. Zool.*, 1981d, 59, 1377-1386.
- ADAMSON M. L. : Ultrastructural observations on oogenesis and shell formation in *Gyrinicola batrachiensis* (Walton, 1929) (Nematoda ; Oxyuroidea). *Parasitology*, 1983d, 86, 489-499.
- ADAMSON M. L. : Anatomical adaptation to haplodiploidy in the oxyuroid (Nematoda) *Desmicola skrjabini* n. sp. from a diploid in Gabon. *Ann. Parasitol. Hum. Comp.*, 1984, 59, 95-99.
- ADAMSON M. L., PETTER A. J. : Haplodiploidy in pharyngodonid (Oxyuroidea ; Nematoda) parasites of *Testudo graeca*. *Ann. Parasitol. Hum. Comp.*, 1983a, 58, 267-273.
- ADAMSON M. L., PETTER A. J. : Studies on gametogenesis in *Tachygonetria vivipara* Wedl, 1862 and *Thelandros alatus* Wedl, 1862 (Oxyuroidea ; Nematoda) from *Uromastix acanthinurus* in Morocco. *Can. J. Zool.*, 1983b, 61, 2357-2360.
- ANDRÉ M. : Ordre des Acariens. (Acari Nitsch, 1818.) Dans *Traité de Zoologie*, sous la direction de P. P. Grassé, t. VI, 794-892. Masson, Paris, 1949.
- ANYA A. O. : Physiological aspects of reproduction in nematodes. *Adv. Parasitol.*, 1976, 14, 267-351.
- BARBER H. S. : The remarkable life-history of a new family (Micromalthidae) of beetles. *Proc. Biol. Soc. Wash.*, 1913, 26, 189-190.
- BARBER H. S. : Observations on the life-history of *Micromalthus debilis* Lec. *Proc. Entomol. Soc. Wash.*, 1918, 15, 31-38.
- BASIR M. A. : Oxyuroid parasites of Arthropoda. A monographic study. 1. Thelastomatidae. 2. Oxyuridae. *Zoologica*, 1956, 38, 1-79.
- BEAUCHAMP P. de : Classe des Rotifères. Rotifera Cuvier, 1798 (Rotifera Dutrochet, 1812 ; Rotatoria, Ehrenberg, 1838). Dans *Traité de Zoologie*, sous la direction de P. P. Grassé, t. IV, fasc. III, 1225-1379. Masson, Paris, 1965.
- BERNARD F. : Ordre des Hyménoptères. Hymenoptera Linné, 1758. Anatomie et physiologie. Dans *Traité de Zoologie*, sous la direction de P. P. Grassé, t. X, fasc. I, 773-843. Masson, Paris, 1951.
- BIRD A. F. : The structure of Nematodes, 318 p. Academic Press, New York et Londres, 1971.
- BIRKY C. W., GILBERT J. J. : Parthenogenesis in rotifers : the control of sexual and asexual reproduction. *Amer. Zool.*, 1971, 11, 245-266.
- BOECKER H. : Die Entwicklung der Kaninchenoxyuren *Passalurus ambiguus*. *Z. Parasitenk.*, 1953, 15, 491-518.
- BRIDWELL J. C. : Some notes on Hawaiian and other Bethyliidae. *Proc. Haw. Entomol. Soc.*, 1920, 4, 21.
- BROWN S. W. : Automatic frequency response in the evolution of male haploidy and other coccid chromosome systems. *Genetics*, 1964, 49, 797-817.
- BROWNE F. B. : On the life history of *Melittobia acastra* Walker, a chalcid parasite of bees and wasps. *Parasitology*, 1922, 14, 349-371.
- CHABAUD A. G. : Essai d'interprétation phylétique des cycles évolutifs chez les Nématodes parasites de Vertébrés. *Ann. Parasitol. Hum. Comp.*, 1955, 30, 83-126.
- CHABAUD A. G. : Class Nematoda. Keys to Subclasses, Orders and Superfamilies. In *CIH Keys to the Nematode Parasites of Vertebrates*. N° 1. Ed. R. C. Anderson, A. G. Chabaud et S. Willmott. Farnham Royal, Slough, U.K. Commonwealth Agricultural Bureaux, pp. 6-17, 1974.
- CHAN K. F. : Life cycle studies of *Syphacia obvelata* and their relationship to chemotherapy. *J. Parasitol.*, Suppl. 2, 1951, 37, 14.

- CHAN K. F. : Chemotherapeutic studies on *Syphacia obvelata* infection of mice. *Am. J. Hyg.*, 1952, 56, 22-30.
- CHANDLER A. C., ALCATA J. E., CHITWOOD M. B. : Life history (Zooparasitica). II. Parasites of vertebrates. In *An Introduction to Nematology, Sect. 2, Part 2* (J. R. Christie, ed.). *Babylon*, New York, 1941, 267-361.
- CHITWOOD B. G., WEHR E. E. : The value of cephalic structures as characters in nematode classification with special reference to the superfamily Spiruroidea. *Z. Parasitenh.*, 1934, 7, 273-335.
- DAVIDSON J., BALD J. G. : Sex determination in *Frankliniella insularis* Franklin (Thysanoptera). *Austr. J. Exp. Biol. Med. Sci.*, 1931, 8, 139-142.
- DINNIK J. A. : (Données sur les Helminthes parasites d'eau douce dans le Caucase). *Rabot. Severo-Kavkaz. Gidrobiol. Stantsii Gor'skom. Sel'sko Khoz Inst.*, 1930, 3, 87-90. (En Russe.)
- DOBROVOLNY C. G., ACKERT J. E. : The life history of *Leidyneria appendiculata* (Leidy), a nematode of cockroaches. *Parasitology*, 1934, 26, 468-480.
- DOLLFUS R. P., CHABAUD A. G. : Cinq espèces de Nématode chez un Atèle (*Ateles ater* (G. Cuvier, 1823)) mort à la ménagerie du Muséum. *Arch. Mus. Nat.*, 1955, 3, 27-40.
- DONCASTER L. : Gametogenesis of the gall-fly *Neuroterus lenticularis* (*Spathogaster baccarum*). I. *Proc. R. Soc. London, Ser B*, 1910, 82, 88-113.
- DONCASTER L. : Gametogenesis of the gall-fly *Neuroterus lenticularis*. II. *Proc. R. Soc. London, Ser B*, 1911, 83, 476-489.
- DONCASTER L. : Gametogenesis and sex determination of the gall-fly *Neuroterus lenticularis* (*Spathogaster baccarum*). III. *Proc. R. Soc. London, Ser B*, 1916, 89, 183-200.
- DZIERZON J. : Über die Fortpflanzung der Beinen. *Eichstätte Bienenzeitung*, 1845, 1, 113.
- ENTWISTLE P. F. : Inbreeding and arrhenotoky in the ambrosia beetle *Xyleborus compactus* (Eich) (Coleoptera : Scolytidae). *Proc. R. Entomol. Soc. London, Ser A*, 1964, 39, 83-88.
- FISHER R. A. : The genetic theory of natural selection. *Clarendon Press*, Oxford, 1930, 272 p.
- FOOR W. E. : Ultrastructural aspects of oocyte development in *Ascaris lumbricoides*. *J. Parasitol.*, 1967, 53, 1245-1263.
- GOSWAMI U. : Chromosomal studies during cleavage divisions in ten species of nematodes. *Res. Bull. (Sci.) Punjab Univ.*, 1976a, 27, 119-120.
- GOSWAMI U. : Chromosomes during fertilization in nematodes. *Res. Bull. (Sci.) Punjab Univ.*, 1976b, 27, 217-218.
- GOSWAMI U. : Karyological studies on fifteen species of parasitic nematodes. *Res. Bull. (Sci.) Punjab Univ.*, 1977, 28, 111-112.
- GOULD S. J. : Ontogeny and phylogeny. *Belknap Press of Harvard University Press*, Cambridge, Mass. USA, 1977.
- GRANDI G. : Studio morfologico e biologico del *Blastophaga psenes*. *Boll. Lab. Entomol. R. Inst. Super. Agr.*, Bologna, 1929, 2, 1.
- GYÖRY A. von : Über *Oxyuris spirotheca* (n. sp.). *Sitzungsber. D. Kais. Akad.*, 1856, 21, 327-332.
- HAMILTON W. D. : Extraordinary sex ratios. *Science*, 1967, 156, 477-488.
- HARTL D. L., BROWN S. W. : The origin of male haploid genetic systems and their expected sex ratio. *Theoret. Pop. Biol.*, 1970, 1, 165-190.
- Hsu K. C. : Experimental studies on egg development, hatching and retrofection in *Aspiculuris tetraptera*. *J. Helminthol.*, 1951, 25, 131-160.
- HUGUES-SCHRADER S. : Origin and differentiation of the male and female germ cells in the hermaphrodite of *Icerya purchasi* (Coccidae). *Z. Zellforsch.*, 1927, 6, 509-540.
- HUGUES-SCHRADER S. : The cytology of several species of iceryine coccids with special reference to parthenogenesis and haploidy. *J. Morphol. Physiol.*, 1930, 50, 475-495.
- HUGUES-SCHRADER S. : Cytology of coccids. *Adv. Gen.*, 1948, 2, 127-203.
- HUGOT J.-P. : Sur le genre *Wellcomeia* (Oxyuridae ; Nematoda) parasite de Rongeurs archaïques. *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat., Ser A*, 1982, 4, 25-48.
- HUGOT J.-P., BAIN O., CASSONE J. : Insémination traumatique et tube de ponte chez l'Oxyure parasite du Lapin domestique. *C.R. Acad. Sci. Paris*, 1982, 294, ser III, 707-710.
- JARRY D. T. : Les Oxyuroïdes de quelques Arthropodes dans le Midi de la France. *Ann. Parasitol. Hum. Comp.*, 1964, 39, 381-508.
- KHARICHKOVA M. V. : (Etude sur la biologie de *Passalurus ambiguus*). *Gel'mintol. sbor., posvyashchennii akad. K. I. Skryabin K 40-letiyu ego nauchnoi deyatel'nosti*, 1946, 274-279. (En Russe.)
- LEDoux A. : Le cycle évolutif de la fourmi fileuse (*Oecophylla longinoda* Latr.). *Compt. Rend.*, 1949, 729, 246-248.
- LEIBERSPERGER E. : Die Oxyuroidea der europäischen Arthropoden. *Parasitol. Schr.*, 1960, 11, 1-150.
- LEUCKART R. : Die Menschlinen Parasiten und die von ihnen Herrührenden Krankheiten. 2^e édition. Leipzig und Heidelberg. *C.F. Winter'sche Verlagshandlung*, 1876, 882 p.
- MAUPAS E. : Sur la multiplication et la fécondation de l'*Hydatina senta* Ehr. *Compt. Rend.*, 1890a, 61, 310-312.
- MAUPAS E. : Sur la fécondation de l'*Hydatina senta*. *Compt. Rend.*, 1890b, 61, 505-507.
- MAUPAS E. : Sur la détermination de la sexualité chez l'*Hydatina senta*. *Compt. Rend.*, 1891, 63, 388-390.
- MEVES F. : Über Samenbildung und Befruchtung bei *Oxyuris ambigua*. *Arch. Mikrosk. Anat.*, 1920, 94, 135-184.

- MORRILL A. W., BACK E. A. : White flies injurious to citrus fruits in Florida. *U.S. Dept. Agric., Bur. Entomol. Bull.*, 1911, 92, 57-94.
- NORRIS D. M., BAKER J. M. : A minimal nutrition required by *Fusarium saloni* to fulfill its mutualistic relationship with *Xyloborus ferrugineus*. *Ann. Entomol. Soc. Amer.*, 1968, 61, 1473-1475.
- NUR U. : Parthenogenesis in Coccids (Homoptera). *Am. Zool.*, 1971, 11, 301-308.
- OLIVER J. H. : A mite parasitic in the cocoons of earthworms. *J. Parasitol.*, 1962, 48, 120-123.
- OLIVER J. H. : Parthenogenesis in mites and ticks. *Am. Zool.*, 1971, 11, 283-299.
- OSCHE G. : Systematik und Phylogenie der Gattung *Rhabditis*. *Zool. Jahrb. Syst.*, 1952, 81, 190-280.
- OSCHE G. : Systematische, morphologische und parasitophyletische Studien an parasitischen Oxyuroidea (Nematoda) exotischer Diplopoden (ein Beitrag zur Morphologie des Sexualdimorphismus). *Zool. Jahrb. Syst.*, 1960, 87, 395-440.
- PARAMANOV A. A. : Plant parasitic nematodes, édité par K. I. Skrjabin, vol. I. Traduit de Russe en anglais. *Israel Program*, Jerusalem.
- PEACOCK A. D., GRESSON R. A. R. : Male haploidy and female diploidy in *Sirex cyaneus* F. *Proc. R. Soc. Edinburg*, 1931, 51, 97-103.
- PESSON P. : Ordre des Homoptères (Homoptera Leach, 1815). Dans *Traité de Zoologie*, sous la direction de P. P. Grassé, t. X, fasc. II, 1390-1647. Masson, Paris, 1951a.
- PESSON P. : Ordre des Thysanoptera Haliday, 1836 (= Physopoda Burm., 1838) ou Thrips. Dans *Traité de Zoologie*, sous la direction de P. P. Grassé, t. X, fasc. II, 1805-1869. Masson, Paris, 1951b.
- PETTER A. J. : Deux cas de poecilogonie chez les Oxyures parasites d'*Iguana iguana* (L.). *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat., Zool.*, 1959, 41, 1252-1260.
- PETTER A. J., QUENTIN J. C. : Keys to the genera of the Oxyuroidea. In *CIH Keys to the Nematode Parasites of Vertebrates*. No 4. (R. C. Anderson, A. G. Chabaud, S. Willmott, eds). Farnham Royal, Slough, U.K., *Commonwealth Agricultural Bureaux*, 1976, 30 p.
- PRINCE M. J. R. : Studies on the life cycle of *Syphacia obvelata*, a common nematode parasite of rats. *Science*, 1950, 61, 2873.
- PUSSARD-RADULESCO E. : Recherches biologiques et cytologiques sur quelques Thysanoptères. *Ann. Epiphyties*, 1930, 104-177.
- SCHAD G. A. : Preliminary observations on the life history of the sheep pinworm, *Skrjabinema ovis*. *J. Parasitol.*, Suppl. 2, 1957, 43, 13.
- SCHRAEDER F. : Haploidie bei einer Spinnmilbe. *Arch. Mikr. Anat.*, 1923, 97, 610-622.
- SCHUFFNER W., SWELLENGREBEL N. H. : Retrofection in oxyuriasis. A newly discovered mode of infection with *Enterobius vermicularis*. *J. Parasitol.*, 1949, 35, 138-146.
- SCHUL'Z R. E. S., KANKROV A. A. : (Oxyuriasis du Cheval et sa diagnose.) *Vestnik Sovrem. Vet.*, 1928, 24, 720-723. (En Russe.)
- SCOTT A. : Haploidy and aberrant spermatogenesis in a colepteran, *Micromalthus debilis* Le Conte. *J. Morphol.*, 1936, 59, 485-515.
- SEURAT L. G. : Sur les Oxyures d'*Uromastix acanthinurus* Bell. *C.R. Soc. Biol.*, 1912, 73, 223-226.
- SEURAT L. G. : Sur un cas de poecilogonie chez un Oxyure. *C.R. Soc. Biol.*, 1913, 74, 1089-1092.
- SEURAT L. G. : Histoire naturelle des Nématodes de la Berbérie. 1^{re} partie. Morphologie, développement, éthologie et affinités des Nématodes. *Univ. d'Alger, Fac. des Sciences*. Fondation J. Azoubib. Travaux du Laboratoire de Zoologie générale, 1920, 221 p.
- SHULL A. F. : Biology of the Thysanoptera. II. Sex and the life cycle. *Am. Nat.*, 1914, 48, 236-247.
- SHULL A. F. : Sex determination in *Anthrothrips verbasci*. 16th Ann. Rep. Michigan Acad. Sci., 1917, 46-48.
- SLOBODCHIKOFF C. N., DALY H. V. : Systematic and evolutionary implications of parthenogenesis in the Homoptera. *Am. Zool.*, 1971, 11, 273-283.
- SUOMALAINEN E. : Parthenogenesis in animals. *Adv. Gen.*, 1950, 3, 193-253.
- TAKENOUCHI Y., TAGAKI K. : A chromosome study of two parthenogenetic scolytid beetles. *Ann. Zool. Japan*, 1967, 40, 105-110.
- TANNREUTHER G. W. : Studies on the rotifer *Asplanchna ebbesborni* with special reference to the male. *Biol. Bull.*, 1919, 37, 194-208.
- TANNREUTHER G. W. : The development of *Asplanchna ebbesborni* (Rotifer). *J. Morphol.*, 1920, 33, 389-437.
- TAUSON A. : Die Spermatogenese bei *Asplanchna intermedia*. *Z. Zellforsch.*, 1927, 4, 652-681.
- THOMSEN M. : Studien über die Parthenogenese bei einigen Cocciden und Aleurodiden. *Z. Zellforsch.*, 1927, 5, 1-116.
- TODD A. C. : On the development and hatching of the eggs of *Hammerschmidtella diesingi* and *Leidynema appendiculata*, nematodes of roaches. *Trans. Amer. Microsc. Soc.*, 1944, 63, 54-67.
- TORVIK-GREB M. : The chromosomes of *Habrobracon*. *Biol. Bull.*, 1935, 68, 25-34.
- TRIANTAPHYLLOU A. C. : Genetics and cytology. In *Plant parasitic nematodes*, vol. II (B. M. Zuckerman, W. F. Mai, R. A. Rhode, eds). *Academic Press*. New York et Londres, 1971, 1-34.
- VAN EMDEN F. : Zur Kenntnis der Morphologie und Ökologie des Brotkäfer-Parasiten *Cephalonomia quadridentata* Duchaussoy. *Z. Morphol. Oekol. Tiere*, 1931, 23, 425-574.
- VAN WAEREBEKE D. : Les Oxyuroïdes associés aux Passalidae à Madagascar. *Cah. O.R.S.T.O.M., Ser. Biol.*, 1973, 18, 3-43.

- VAN WAEREBEKE D. : Description de *Cephalobellus ovumglutinosus* n. sp. et de *Leidynema portentosae* n. sp. (Nematoda ; Thelastomatidae), parasites intestinaux de Blattes, et redéfinition du genre *Leidynema* Schwenk, 1926 (in Travassos, 1929). *Rev. Nematol.*, 1978, 1, 157-163.
- VOLGAR L. G. : (Adaptation du Nématode *Thelandros iba* (Dinnik, 1930) aux particularités du cycle biologique de son hôte.) *Dokl. Akad. Nauk. SSSR, Ser Biol.*, 1959, 124, 1375-1376. (En Russe.)
- VOLKONSKY M. : *Podapolipus diander* n. sp., Acarien Hétérostygmate parasite du cricket migrateur (*Locusta migratoria* L.). *Arch. Inst. Pasteur Algérie*, 1940, 18, 321-340.
- WALTON A. C. : Studies on nematode gametogenesis. *Z. Zellforsch. Mikrosk. Anat.*, 1924, 1, 167-239.
- WALTON A. C. : Some parasites and their chromosomes. *J. Parasitol.*, 1959, 45, 1-20.
- WESENBERG-LUND C. : Contributions to the biology of the Rotifera. 1. The males of the Rotifera. *Mem. Acad. R. Sci. Lettres Danemark, Copenhague, Sec. Sci.*, 1923, 8, 189.
- WHITE M. J. D. : Animal cytology and evolution. Third edition. *Cambridge University Press*, Cambridge, 1973, 961 p.
- WHITING P. W. : Sex determination in bees and wasps. *J. Hered.*, 1945, 26, 263-278.
- WHITING P. W. : Spermatogenesis in sphecoid wasps. *Biol. Bull.*, 1947, 93, 218.
- WHITNEY D. D. : The chromosome cycle in the rotifer. *Asplanchna amphora* J. *Morphol.*, 1929, 47, 415-433.
- YAMAGUTI S. : Studies on the helminth fauna of Japan. Part 23. Two new species of amphibian nematodes. *Jap. J. Zool.*, 1938, 7, 603-607.