SUR DEUX NÉMATODES TRICHOSTRONGYLOIDES PARASITES D'UN MURIDÉ AFRICAIN

IV. Migrations chez le Vertébré

M. C. DURETTE-DESSET*, P. N. VUONG**, J. CASSONE*

RÉSUMÉ. Étude des migrations de *Neoheligionella dossoi* et *N. tranieri* chez l'hôte naturel *Uranomys ruddi*.

Pour les 2 espèces, l'infestation peut se faire par voie orale ou par voie cutanée. Les L_3 inoculées *per os* pénètrent par le pore excréteur d'une glande stomacale, passent dans les capillaires sanguins du fond de la glande à la 8^e heure, traversent le foie (veine porte, sinusoides, veine sus-hépatique) puis le cœur droit et arrivent dans le poumon essentiellement aux environs de la 12^e heure, se trouvent dans les alvéoles pulmonaires de H12 à J3, dans les bronches de J3 à J4, remontent par la trachée, sont dégluties et arrivent dans l'intestin les 4^e et 5^e jours.

Dans l'intestin, *N. tranieri* reste sur place dans le 2^e quart de l'intestin grêle et colonise faiblement la partie postérieure. *N. dossoi* arrive également dans le 2^e quart, mais gagne secondairement le 1^{er} quart et est pratiquement absent de la partie postérieure.

La mue $L_3 \rightarrow L_4$ s'effectue dans le poumon, $L_4 \rightarrow$ adulte dans l'intestin. La durée de l'évolution jusqu'à cette dernière mue est de 5 jours pour *N. tranieri* et de 6 jours pour *N. dossoi*. La période prépatente est de 15 à 17 jours.

Toutes les migrations observées s'effectuent dans le système sanguin et non dans le système lymphatique.

Mots-clés : Nématodes. Trichostrongyloidea. Rongeur. Muridé. Zone éthiopienne. Cycle biologique.

Two trichostrongyloid nematodes parasitic in African murid. IV. Migrations in the Vertebrate.

SUMMARY. Study of the migrations of *Neoheligionella dossoi* and *N. tranieri* in the natural host, *Uranomys ruddi*.

For the species both oral and skin penetrations are possible. The ingested infective larvae pass through the excretory pore of a stomachal gland, leave the bottom of the gland through a blood capillary at H8, cross the liver (portal vein, sinusoids, sus-hepatic vein), the right heart and reach the lung around H12; they dwell in the pulmonary alveoli from H12 to D3, in the bronchia from D3 to D4, ascend the trachea, are swallowed by the host and reach the intestine on D4 and 5.

* Laboratoire de Zoologie-Vers, associé au CNRS, Muséum National d'Histoire Naturelle, 61, rue Buffon, F 75231 Paris Cedex 05.

** Département d'Anatomo-pathologie et Cytologie, Hôpital Saint-Michel, 33, rue Olivier-de-Serres, F 75015 Paris.

Accepté le 20 octobre 1988.

N. tranieri settles in the 2nd quarter of the intestine and a small number colonize the posterior half. *N. dossoi* arrives also in the 2nd quarter but reaches later the first quarter and is absent in the posterior half.

$L_3 \rightarrow L_4$ molting occurs in the lungs and $L_4 \rightarrow$ adult in the gut. It takes 5 days to *N. tranieri* and 6 days to *N. dossoi* to reach this last molting. The prepatent period is 15 to 17 days.

In all the observations the migrations proceed along the blood capillaries and not the lymph capillaries.

Key-words: Nematoda. Trichostrongyloidea. Muridae. Rodent. Ethiopian zone. Biological cycle.

Introduction

Les adultes et les stades larvaires de deux espèces congénères :

— *Neoheligionella dossoi* et *N. tranieri* (Trichostrongyloidea) vivant dans l'intestin d'un Muridé originaire de Côte-d'Ivoire *Uranomys ruddi*, ont été décrits dans deux articles précédents (Durette-Desset et Cassone, 1986, 1987a). Le 3^e article traitait de la partie libre du cycle et, plus particulièrement, de la dualité du stade infestant, qui apparaît sous deux formes différentes dans les coprocultures, la larve étant engainée ou dégainée (Durette-Desset et Cassone, 1987b).

Le présent travail concerne les migrations des larves chez le Vertébré. Pour étudier les migrations propres à chaque espèce, nous avons pensé pouvoir séparer les deux espèces, puisque le développement de *N. tranieri* dans l'intestin est plus rapide que celui de *N. dossoi* : dans ce but, les larves 3 ont été ramassées et isolées au 4^e jour après la mise en route de la coproculture (J4), d'autres à différentes dates, au-delà du 10^e jour (J11 +) ; les larves ramassées entre le 5^e et le 11^e jour servant à l'entretien de la souche.

Des transmissions ont été faites en utilisant exclusivement soit des larves récoltées à J4 dans les coprocultures, soit à J11 +.

Les autopsies effectuées après 4 passages successifs avec des larves J4 et 2 passages avec des larves J11 +, révèlent que les 2 espèces sont toujours présentes dans l'intestin.

Matériel et méthodes d'étude

A — MATÉRIEL D'ÉTUDE

Les conditions expérimentales ont été décrites précédemment (Durette-Desset et Cassone, 1987a). En ce qui concerne le présent travail, nous précisons que les Rongeurs ont toujours été infestés avec une prise unique.

— Les Rongeurs proviennent de l'élevage monté au Laboratoire en 1980 (voir Durette-Desset et Cassone, 1986). De nombreux examens coproscopiques ont montré que les *Uranomys* d'élevage étaient indemnes de Trichostrongles. Les infestations sont faites sur des Rongeurs des deux sexes, dont 203 étaient âgés de 3 semaines à 3 mois et 15 de 4 à 7 mois.

— Les larves infestantes sont récoltées dans les coprocultures à J4, J10, J11 et au-delà de J11 (J11 +) (voir Durette-Desset et Cassone, 1987b). Elles sont conservées dans de l'eau minérale à l'étuve à 28° C. La majorité des infestations sont faites avec des larves âgées de 15 jours à 1 mois ; certaines larves ont été observées vivantes jusqu'à 2 mois.

B — MÉTHODOLOGIE

1 — MODE D'INFESTATION

Les résultats obtenus selon le mode d'infestation (transcutané, sous-cutané, intra-péritonéal, *per os*) sont présentés dans le *tableau I*.

Les pourcentages obtenus dans les expériences *per os* sont certainement inférieurs à la réalité, puisque les animaux les plus infestés n'ont pas été sacrifiés et ont été utilisés pour maintenir les souches.

Les paramètres qui apparaissent sur le tableau sont nombreux, et l'on sait déjà que les expériences avec larves engainées : (L_3), ne sont pas comparables aux expériences avec larves dégainées : L_3 (cf. Durette-Desset et Cassone, 1987b).

Parmi les expériences réalisées avec ces dernières, deux ont fourni un bon résultat (plus de 5 %), l'une par voie sous-cutanée (1 Rongeur infesté), l'autre *per os* (80 Rongeurs infestés).

Un deuxième élément, qui apparaît dans le tableau, est que tous les *N. dossoi* obtenus l'ont été par voie orale. Les autres voies (transcutanée, sous-cutanée, intra-péritonéale) n'ont fourni que des spécimens de *N. tranieri*.

Il est cependant difficile de savoir si ce résultat a une valeur quelconque puisqu'il ne porte que sur neuf spécimens.

2 — ÉTUDE ANATOMOPATHOLOGIQUE

Après l'infestation, les prélèvements histologiques effectués aux heures suivantes : H1, H4, H8, H12, H24, H48, J3, J4, et la récolte de spécimens faite au cours d'autopsies pratiquées aux jours suivants : J3, J4, J5, J6, J7, permettent de tracer la voie suivie par les larves dans l'organisme de l'hôte.

Après l'éviscération monobloc, les différents viscères ont été fixés au formol neutre à 10 %. Ils ont été disséqués, prélevés, inclus en paraffine pour l'étude histologique. Des coupes de 5 μ m d'épaisseur ont été effectuées et soumises aux différentes colorations de routine (Hématoxyline, Éosine, Safran) et spéciales (Trichrome au Vert Lumière...).

TABLEAU I. — Pourcentage des Vers retrouvés par autopsie
selon le mode d'infestation des hôtes. (L₃) : larves engainées. L₃ : larves dégainées.

Mode d'infestation	Rongeur	Nombre de larves	Date sortie larves de la coproculture	Durée de vieillissement des larves	Date d'infestation	Date d'autopsie	Durée d'infestation	Vers retrouvés	Section d'intestin	% réussite
Transcutanée	86 KD (4 mois 1/2)	212 (L ₃)	J 10	26 à 32 j.	24/4/85	10/5/85	16 j.	1 ♂ <u>N. t.</u>	I ₄	0,47 %
Sous-cutanée	85 KD (4 mois 1/2)	180 (L ₃)	J 10	33 à 36 j.	24/4/85	10/5/85	16 j.	1 ♀ <u>N. t.</u>	I ₄	0,55 %
	232 KD (2 mois 1/2)	124 L ₃	J 11 +	40 à 44 j.	23/5/85	15/6/85	23 j.	1 ♂ <u>N. t.</u>	I ₃	0,80 %
	233 KD (2 mois 1/2)	54 L ₃	J 10	3 à 14 j.	23/5/85	15/6/85	23 j.	2 ♂ <u>N. t.</u> 2 ♂ <u>N. t.</u>	I ₂ I ₃	7,40 %
Intrapéritonéale	230 KD (2 mois 1/2)	64 L ₃	J 4	36 à 39 j.	23/5/85	15/6/85	23 j.	1 ♀ <u>N. t.</u>	I ₃	1,56 %
	231 KD (2 mois 1/2)	99 L ₃	J 11 +	33 à 34 j.	23/5/85	15/6/85	23 j.	1 ♀ <u>N. t.</u>	I ₃	1,01 %
<u>per os</u>	7 Rongeurs	1193 (L ₃)	J 5 à J 10	7 à 53 j.	Janvier 84 à Juin 84	Février 84 à Juin 84	19 à 35 j.	1 ♂, 5 ♀ <u>N. d.</u> 1 ♂, 3 ♀ <u>N. t.</u>	I ₂ -I ₃ I ₁ I ₃ I ₄	0,84 %
	80 Rongeurs	8858 L ₃	J 4 à J 11	24 h. à 35 j.	Janvier 84 à Juin 86	Février 84 à Juin 86	18 à 91 j.	168 ♂, 110 ♀ <u>N. d.</u> 131 ♂, 129 ♀ <u>N. t.</u>	I ₁ -2-3 I ₁ -2-3-4	6,34 %

Résultats

A — ÉTUDE ANALYTIQUE DES MIGRATIONS CHEZ L'HÔTE VERTÉBRÉ (*tableau II*)

Après inoculation par tubage dans l'estomac, les larves traversent le revêtement de surface de la muqueuse jonctionnelle cardio-œsophagienne, pénètrent dans les capillaires sanguins du chorion (*fig. 1*), de la sous-muqueuse et de la séreuse (*fig. 2*).

Beaucoup de larves ne peuvent aller plus loin, elles sont enroulées sur elles-mêmes et peuvent être observées à cet endroit jusqu'à la 12^e heure. Si, au-delà de 12 heures, elles ne sont pas passées dans la circulation, elles sont détruites.

Certaines larves parviennent à pénétrer dans les capillaires sanguins du chorion de la muqueuse et de la séreuse à la 8^e heure et disparaissent de cette zone à la 12^e heure.

Au niveau du foie, les prélèvements montrent des larves dans la lumière : des veines portes dès la 4^e heure, mais surtout à la 8^e et à la 12^e heure, des sinusoides hépatiques de la 8^e et surtout à la 12^e heure (*fig. 3*) et des veines sus-hépatiques de la 8^e à la 20^e heure avec un maximum à la 12^e heure (*fig. 4*).

Au niveau des poumons les L_3 ont été retrouvées dans l'artère pulmonaire (*fig. 5*) dès la 4^e heure. Les capillaires alvéolaires sont extrêmement riches en larves à la 24^e heure et à la 48^e heure. La mue L_3 - L_4 s'effectue dans les poumons le 3^e jour pour *N. tranieri* et le 4^e jour pour *N. dossoi*. A J3, les larves ont été identifiées à la fois dans la lumière des alvéoles pulmonaires (*fig. 6*), au niveau des collets des alvéoles pulmonaires (*fig. 7*), dans la lumière des bronchioles (*fig. 8*), des bronches et de la trachée (*fig. 9*).

Les larves du stade 4 atteignent l'intestin dès le 4^e jour et, comme il a été indiqué précédemment (cf. Durette-Desset et Cassone, 1987a), la mue L_4 → adulte a lieu essentiellement le 5^e jour pour *N. tranieri* et avec un retard d'environ 24 heures pour *N. dossoi*.

Nous avons aussi précisé antérieurement que les larves 4 de *N. tranieri* se localisent d'emblée dans le 2^e quart de l'intestin grêle (*fig. 10*) (localisation de l'adulte), alors que celles de *N. dossoi*, qui se trouvent également dans cette zone, gagneront ultérieurement le quart antérieur de l'intestin, qui est la localisation de l'adulte.

Au cours de cette migration, les larves ont été recherchées dans la circulation lymphatique, mais aucune observation probante n'a pu être faite (*tableau II*).

Il résulte donc de ces analyses que, pour les deux espèces, les larves pénètrent dans la muqueuse de la paroi postérieure de l'estomac, gagnent un capillaire sanguin et prennent la voie sanguine pour arriver aux poumons en empruntant le système porte hépatique et le cœur droit. Dans les poumons, elles quittent le système sanguin au niveau des capillaires des collets alvéolaires et gagnent la lumière de l'alvéole où s'effectue la mue L_3 → L_4 . Elles remontent par les bronchioles, les bronches et la trachée, sont régurgitées, gagnent l'intestin et se concentrent principalement dans son 2^e quart. C'est là où a lieu la mue L_4 → adulte.

FIG. 1-2. — La pénétration des larves a lieu au niveau de la muqueuse jonctionnelle cardio-œsophagienne. Ces larves pénètrent dans les capillaires sanguins du chorion (➔) et arrivent dans les capillaires de la séreuse (★). Fig. 1 : éch. 15 μ m. Fig. 2 : éch. 35 μ m.

FIG. 3. — Au niveau du foie, l'arrivée des larves dans les sinusoides hépatiques (➔) s'accompagne d'une réaction inflammatoire par endroits granulomateuse (★). Éch. 30 μ m.

FIG. 4. — La plupart des larves sont observées au niveau des veines sus-hépatiques (★) à la 12^e heure. Éch. 25 μ m.

FIG. 5. — Les larves L_3 sont retrouvées dans les collatérales de l'artère pulmonaire dès la 4^e heure. Éch. 40 μ m.

FIG. 6-7-8. — Les larves passent des capillaires sanguins alvéolaires (fig. 6) dans les alvéoles (★), arrivent au niveau des collets alvéolaires (fig. 7) et dans la lumière des bronchioles (fig. 8).
Fig. 6-7 : éch. 20 μ m. Fig. 8 : éch. 40 μ m.

FIG. 9-10. — Les larves (➔) remontent dans la trachée (fig. 9). Elles atteignent l'intestin (➔) dès le 4^e jour (fig. 10). Fig. 9 : éch. 225 μ m. Fig. 10 : éch. 100 μ m.

FIG. 11. — Lésions de périose hépatique (★) associées à la migration des larves dans le foie (HES). Éch. 40 μ m.

FIG. 12. — Lésions d'alvéolite œdémato-hémorragique assez diffuse circonscrivant des larves (➔) libérées dans la lumière alvéolaire. Éch. 50 μ m.

TABLEAU III. — Répartition de *N. dossoi* et de *N. tranieri* dans l'intestin de 129 Rongeurs infestés expérimentalement, en fonction du temps écoulé après l'infestation. L'intestin est divisé en 4 segments équivalents (I₁, I₂, I₃, I₄), depuis l'estomac jusqu'au cæcum. Les chiffres représentent le nombre de spécimens récoltés pour chaque espèce.
N. d. = *N. dossoi*. *N. t.* = *N. tranieri*.

Nombre de jours après l'infestation	I 1		I 2		I 3		I 4	
	N. d	N. t	N. d	N. t	N. d	N. t	N. d	N. t
0 - 3 7	62	12	51	37	8	5	0	1
3 8 - 3 15	37	19	0	13	0	3	0	6
3 16 - 2 mois	153	18	8	107	2	51	0	11
2 - 4 mois	181	6	13	77	5	26	-	6
4 - 7 mois	69	0	2	5	-	-	-	-
7 - 9 mois	18	0	4	-	-	1	-	-

TABLEAU IV. — Répartition de *N. dossoi* et de *N. tranieri* dans l'intestin de 129 Rongeurs infestés expérimentalement en période prépatente (21 autopsies) et patentes (108 autopsies). L'intestin est divisé en 4 segments équivalents (I₁, I₂, I₃, I₄) depuis l'estomac jusqu'au cæcum. Les chiffres représentent le pourcentage de chaque espèce dans chaque segment d'intestin.
N. d. = *N. dossoi*. *N. t.* = *N. tranieri*.

	I 1		I 2		I 3		I 4	
	N. d	N. t	N. d	N. t	N. d	N. t	N. d	N. t
Période prépatente	76	24	50	50	50	50	0	100
Période patente	95	5	12	88	8	92	0	100

La durée de cette évolution jusqu'à la dernière mue demande 5 jours pour *N. tranieri* et 6 jours pour *N. dossoi*.

La période prépatente est de 15 à 17 jours.

— *Migration tardive dans l'intestin*

21 autopsies ont été pratiquées en période prépatente et 108 en période patente. Les *tableaux III et IV* montrent les résultats.

La localisation des deux espèces est différente : *N. dossoi* est localisé dans le quart antérieur, *N. tranieri* domine dans le 2^e quart, mais est encore abondant dans le 3^e quart et toujours présent dans le dernier. Ces résultats sont confirmés par des autopsies en infestation naturelle (*tableau V*).

En période prépatente, c'est-à-dire dans les quinze premiers jours, cette différence est moins nette, le 2^e et le 3^e quart en particulier étant également peuplés par les deux espèces.

TABLEAU V. — Répartition de *N. dossoi* et de *N. tranieri* dans l'intestin de 16 *Uranomys* infestés naturellement (janvier 1988). L'intestin est divisé en segments équivalents (I₁, I₂, I₃, I₄) depuis l'estomac jusqu'au cæcum.
N. d. = *N. dossoi*, N. t. = *N. tranieri*.

	I ₁		I ₂		I ₃		I ₄	
	N. d.	N. t.	N. d.	N. t.	N. d.	N. t.	N. d.	N. t.
Nombre total de spécimens récoltés	1 001	207	101	210	9	72	0	76
Pourcentage (%)	82,86	17,14	32,47	67,53	11,1	88,9	0	100

B — LÉSIONS VISCÉRALES PROVOQUÉES PAR LES MIGRATIONS LARVAIRES

Elles sont variables, intéressant le système circulatoire et le tissu de voisinage.

La muqueuse jonctionnelle cardio-œsophagienne, lieu de pénétration des larves, est remaniée par une réaction inflammatoire aiguë avec une importante dilatation capillaire.

Le foie présente des lésions de pélioïse (*fig. 11*) avec sur certaines sections une hépatite granulomateuse intra-lobulaire.

Le parenchyme pulmonaire est le siège d'une alvéolite hémorragique et œdémateuse assez diffuse, observée autour des larves ayant une topographie intra-alvéolaire (*fig. 12*).

Discussion

Presque tous les Trichostrongyloidea dont les cycles sont connus présentent chez l'hôte définitif une migration larvaire réduite à un séjour plus ou moins prolongé dans la muqueuse digestive.

Le cycle évolutif des deux espèces de *Neoheligmone* chez l'hôte Vertébré peut donc se résumer de la façon suivante :

— Après ingestion des L_3 , il y a pénétration de celles-ci au niveau de l'estomac à la jonction cardio-œsophagienne ; une réaction inflammatoire se déclenche dans le chorion et certaines larves pénètrent dans les capillaires sanguins de la sous-muqueuse et de la séreuse. Elles suivent les veines de la séreuse digestive, traversent le foie par les veines portes, les sinusoides hépatiques et les veines sus-hépatiques en créant des lésions d'hépatite granulomateuse avec péliose.

— Après passage dans le cœur droit et l'artère pulmonaire, elles sortent du système artériel au niveau des collets alvéolaires en déterminant des alvéolites hémorragiques. Les L_3 muent en L_4 .

Elles gagnent le système broncho-trachéal et après régurgitation dans l'œsophage, elles gagnent le duodénum au stade L_4 . A tous les stades il apparaît donc des lésions importantes, généralement sous-estimées dans les données bibliographiques.

Comme l'indique la thèse d'Humphery-Smith, 1984, quatre genres seulement sont signalés dans la littérature comme ayant une migration par voie pulmonaire comparable à celle de *Neoheligmone*.

Ces genres sont les suivants :

1 — *Dictyocaulus* parasite des poumons avec *D. filaria* (Rudolphi, 1819) parasite du mouton et *D. viviparus* (Bloch, 1782) parasite du bétail.

Les L_3 traversent l'estomac et passent dans les ganglions lymphatiques, le canal thoracique, le cœur droit, et atteignent les poumons — localisation définitive de l'adulte — où s'effectuent les deux mues.

Il y a donc migration par la voie lymphatique sans passage par le foie (voir Daubney, 1920, Kauzal, 1933, Soliman, 1953, Deorani, 1965).

2 — *Molinostrongylus*, avec *M. heydoni* (Baylis, 1930) parasite de l'intestin grêle de Chauve-souris : les larves émigrent par voie sanguine et passage par le foie. Les 2 mues s'effectuent dans les poumons (voir Humphery-Smith, 1984, Ph. D. Thesis, University of Queensland).

3 — *Hassalstrongylus*, avec *H. musculi* (Dikmans, 1935) parasite de l'intestin de la Souris : le développement paraît se faire entièrement dans l'intestin, mais les auteurs n'ont pas précisé la voie suivie entre la pénétration cutanée et l'arrivée dans l'estomac, où les larves se trouvent dès la 1^{re} heure.

D'après le résultat qu'ils indiquent, une migration très rapide de la L_3 par les poumons paraît cependant vraisemblable durant les 4 premières heures (voir Schwartz et Alicata, 1935).

4 — *Nippostrongylus*, avec *N. brasiliensis* Travassos, 1914, parasite de l'intestin grêle du Rat.

Yokogawa, 1922 a le premier élucidé ce cycle. Après infestation par la peau, les larves suivent le trajet sanguin, arrivent aux poumons où elles se transforment en L_4 . La majorité des larves atteint l'intestin entre 90 et 108 heures et c'est dans cet organe qu'à lieu la dernière mue. Yokogawa en conclut que les larves doivent passer des capillaires pulmonaires aux bronchioles, bronches, trachée, être dégluties et arriver à l'intestin par l'œsophage et l'estomac.

Gharib, 1955, retrouve des larves dans les ganglions lymphatiques et pense que c'est la voie lymphatique qui est suivie. Ceci est confirmé par Clarke, 1967, après injection des larves à l'intérieur de la cuisse de l'hôte. L'auteur conclut cependant que les deux voies, sanguine et lymphatique, sont possibles jusqu'au poumon mais que c'est la voie sanguine qui est la plus utilisée.

De très nombreux travaux, et en particulier ceux de Croll, 1976, 1977, Croll et Ma, 1977, confirment l'importance de la voie sanguine dans la migration des larves.

Il est donc étonnant de constater combien nos connaissances sur les cycles à migration pulmonaire des Trichostrongyloidea sont réduites.

Les Trichostrongyloidea dérivent de Strongylida pourvus d'une capsule buccale bien développée. On peut donc admettre comme cycle évolutif ancestral un cycle du type Ancylostome, c'est-à-dire avec pénétration cutanée, migration pulmonaire et localisation des L_3 dans l'intestin.

Ce type ancestral se retrouve chez les Trichostrongyloidea (*Oswaldocruzia*, *Hassalstrongylus*) (la pénétration cutanée pouvant éventuellement faire place à une contamination par voie buccale) : la L_3 se retrouve dans l'intestin après pénétration cutanée et les deux mues $L_3 \rightarrow L_4$, $L_4 \rightarrow$ adulte s'effectuent dans cet organe.

Cette biologie est vraisemblablement très répandue, mais la migration par voie pulmonaire étant certainement très rapide (quelques heures), a dû échapper à beaucoup d'auteurs, qui ne précisent pas comment la larve passe de la peau à l'intestin.

Le 2^e type représenté par *Nippostrongylus* et *Neoheligionella* se caractérise par le fait que la croissance du 3^e stade larvaire s'effectue dans le poumon. C'est le 4^e stade seulement qui parvient au tube digestif.

Un 3^e type est observé chez *Molinostrongylus* ; la croissance du 3^e et du 4^e stade larvaire s'effectue dans le poumon. C'est seulement l'adulte qui émigre dans le tube digestif.

Les Dictyocaulus, qui deviennent adultes dans le poumon, et *Hepatojarakus*, qui devient adulte dans le foie, constituent le stade ultime de cette évolution, puisque les adultes mûrissent et pondent soit dans le foie (*Hepatojarakus*), soit dans le poumon (*Dictyocaulus*).

Il faut noter toutefois que les 4 étapes décrites ci-dessus ne correspondent pas à un phénomène évolutif progressif. Les genres *Dictyocaulus*, *Hepatojarakus*, *Molinostrongylus* ne sont pas plus spécialisés que ceux qui migrent plus précocement dans l'intestin ; ils se sont adaptés à une localisation différente.

En conclusion, la plupart des Trichostrongyloidea présentent une biologie spécialisée, avec migration larvaire réduite, mais le type ancestral, comportant la migration larvaire complète par voie pulmonaire, se retrouve chez un certain nombre de genres, particulièrement dans le groupe des Nippostrongylinae.

BIBLIOGRAPHIE

- BAYLIS H. A. : Four new Trichostrongylid Nematodes from Queensland. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, 1930, 10, 1-18.
- BLOCH M. E. : *Abhandlung von der Erzeugung der Eingeweidewürmes und den Mitteln Wider dieselben*. Berlin, 1782.
- CLARKE K. R. : The migration route of the third stage larvae of *Nippostrongylus brasiliensis* (Travassos, 1914). *J. Helminth.*, 1967, 41, 285-290.
- CROLL N. A. : The location of parasites within their hosts: The influence of host feeding and diet on the dispersion of adults of *Nippostrongylus brasiliensis* in the intestine of the rat. *Intern. J. Parasitol.*, 1976, 6, 441-448.
- CROLL N. A. : The location of parasites within their hosts: The behavioural component in the larval migration of *Nippostrongylus brasiliensis* in the tissues of the rat. *Intern. J. Parasitol.*, 1977, 7, 201-204.
- CROLL N. A., MA K. : The location of parasites within their hosts: The influence of surgical manipulation of the intestine and mesenteric blood supply on the dispersion of *Nippostrongylus brasiliensis* in the rat. *Intern. J. Parasitol.*, 1977, 7, 21-26.
- DAUBNEY R. : The life histories of *Dictyocaulus filaria* (Rud.) and *Dictyocaulus viviparus* (Bloch). *J. Comp. Path. Ther.*, 1920, 33, 225-266.
- DEORANI V. P. S. : Studies on the life-history and bionomics of *Dictyocaulus filaria* (Rudolphi, 1809) (Metastrongylidae: Nematoda). *Indian J. Helm.*, 1965, 17, 89-103.
- DIKMANS G. : New nematodes of the genus *Longistriata* in rodents. *J. Wash. Ac. Sc.*, 1935, 25, 78-81.
- DURETTE-DESSET M. C., CASSONE J. : Sur deux Nématodes Trichostrongyloïdes parasites d'un Muridé africain. I. Description des adultes. *Ann. Parasitol. Hum. Comp.*, 1986, 61, 565-574.
- DURETTE-DESSET M. C., CASSONE J. : Sur deux Nématodes Trichostrongyloïdes parasites d'un Muridé africain. II. Chronologie des cycles, description des stades larvaires et des immatures. *Ann. Parasitol. Hum. Comp.*, 1987a, 62, 133-158.
- DURETTE-DESSET M. C., CASSONE J. : Sur deux Nématodes Trichostrongyloïdes parasites d'un Muridé africain. III. Dualité physiologique des larves infestantes, liée aux rythmes saisonniers. *Ann. Parasitol. Hum. Comp.*, 1987b, 62, 577-589.
- GHARIB H. M. : Observations on skin penetration by the infective larvae of *Nippostrongylus brasiliensis*. *J. Helminth.*, 1955, 29, 33-36.
- KAUZAL G. : Observations on the bionomics of *Dictyocaulus filaria*, with a note on the clinical manifestations in artificial infections in sheep. *Aust. vet. J.*, 1933, 9, 20-26.
- RUDOLPHI C. A. : *Entozoorum synopsis cui accedent mantissa duplex et indices locupletissimi*. Ed. Berolini, 1819, x + 811.
- SCHWARTZ B., ALICATA J. E. : Life history of *Longistriata musculi*, a nematode parasitic in mice. *J. Wash. Acad. Sc.*, 1935, 25, 128-146.
- SOLIMAN K. N. : Migration route of *Dictyocaulus viviparus* and *D. filaria* infective larvae to the lungs. *J. Comp. Path. Ther.*, 1953, 63, 75-84.
- TRAVASSOS L. : *Trichostrongylinae brazileiras* (Nota previa). *Bras-med.*, 1914, 28, 163-164.
- YOKOGAWA S. : The development of *Heligmosomum muris* Yokogawa, a Nematode from the intestine of the mild rat. *Parasitology.*, 1922, 14, 127-166.