REDESCRIPTION D'ACANTHOCHEILUS ROTUNDATUS (ASCARIDOIDEA, NEMATODA), PARASITE DE REQUINS (PLEUROTREMATA, SELACHII). CONSIDÉRATIONS SUR LES AFFINITÉS DU GENRE ACANTHOCHEILUS ET CONCLUSIONS TAXONOMIQUES

A. J. PETTER*, V. PARADIZNIK**, B. M. RADUJKOVIC***, J. CASSONE*

RÉSUMÉ

Acanthocheilus rotundatus (Rud., 1819) est redécrit sur des spécimens parasites de 2 *Mustelus mustelus* provenant de l'Adriatique. L'espèce *Acanthocheilus intermedius* Örley, 1885 est mise en synonymie avec *A. rotundatus*. Les affinités des 4 genres parasites d'Elasmobranches *Acanthocheilus*, *Pseudanisalis*, *Paranisakis* et *Mawsonascaris* sont discutées; ils peuvent être placés respectivement à la base des 2 lignées des Raphidascaridinae (genre *Acanthocheilus*) et des Anisakinae (genres *Pseudanisakis*, *Paranisakis*

et *Mawsonascaris*), mais s'écartent de ces 2 sous-familles par certains caractères considérés comme primitifs; par ailleurs, ils présentent entre eux des différences trop importantes pour être placés dans une même sous-famille; il est proposé de les placer dans 3 sous-familles différentes de la famille des Anisakidae *sensu* Gibson, 1983 ou des Ascaridoidea *sensu* Sprent, 1983 : les Acanthocheilinae Wülker 1930, les Paranisakinae (Hartwich, 1974, trib.) et les Pseudanisakinae n. subfam.

SUMMARY: Redescription of *Acanthocheilus rotundatus* (Ascaridoidea, Nematoda), a parasite of sharks (Pleurotremata, Selachii). Considerations on the affinities of the genus *Acanthocheilus* and taxonomic conclusions.

Acanthocheilus rotundatus (Rud., 1819) is redescribed from specimens collected in two *Mustelus mustelus* in the Adriatic Sea. *Acanthocheilus intermedius* Örley, 1885 is considered a junior synonym of *A. rotundatus*. The affinities of the four genera parasites of Elasmobranchs *Acanthocheilus*, *Pseudanisakis*, *Paranisakis* and *Mawsonascaris* are discussed; they can be placed respectively at the origin of the two lines Raphidascaridinae (genus *Acanthocheilus*) and Anisakinae (genera *Pseudanisakis*, *Paranisakis* and

Mawsonascaris) but they differ from these two subfamilies by some characters which are considered primitive. Also, differences between them are too important to place them in the same subfamily. We herein propose to place them in three different subfamilies of the family Anisakidae *sensu* Gibson, 1983 or the family Ascaridoidea *sensu* Sprent (1983): the Acanthocheilinae Wülker 1930, the Paranisakinae (Hartwich, 1974, trib.) and the Pseudanisakinae n. subfam.

INTRODUCTION

Dans le cadre d'un programme de Recherches sur les parasites de Poissons de l'Adriatique, des Nématodes appartenant à l'espèce *Acanthocheilus rotundatus* ont été recueillis chez 2 Sélaciens de l'espèce *Mustelus mustelus*. L'espèce a été décrite d'une manière plus ou moins détaillée sous

le nom d'*Acanthocheilus quadridentatus* ou *A. bicuspis* par plusieurs auteurs : Örley (1885), Baylis (1929), Wülker (1930), Schuurmans-Stekhoven (1937), Punt (1941), Yamaguti (1941), Diaz (1969), Hartwich (1975), mais aucune de ces descriptions n'a été faite sur des spécimens provenant comme le matériel-type de l'Adriatique; il nous a donc paru intéressant de donner une description détaillée de nos spécimens.

* Laboratoire de Biologie parasitaire, Protistologie, Helminthologie, Museum national d'Histoire naturelle, 61, rue Buffon, F 75231 Paris Cedex 05.

** VTOZD za Veterinarstvo, Gerbičeva 60, 61115 Ljubljana, Yugoslavia.

*** Institut za Biologiju i Medicinsku Istrazivanja, Titograd, Zavod za Biologiju Mora, Kotor, Yugoslavia.

Accepté le : 13 septembre 1991.

Acanthocheilus rotundatus (Rud., 1819)

Ascaris rotundata Rud., 1819; *Acanthocheilus quadridentatus* Molin, 1858; *Ascaris bicuspis* Wedl, 1855; *Acanthocheilus bicuspis* (Wedl, 1855) Yorke et Maplestone, 1926; *Acanthocheilus intermedius* Örley, 1885; *Anacanthocheilus australis* Johnston et Mawson, 1945.

Matériel examiné : 8 ♀, 4 ♂ et 7 quatrièmes stades n° MNHN 572 BC; 1 ♂ juvénile n° MNHN 573 BC; hôte : *Mustelus mustelus* (L., 1758) (Carcharinidae, Selachii); origine géographique : Kopar (Yougoslavie); date de récolte : 18 juillet 1990.

DESCRIPTION

Nématodes à corps épais, amincis vers l'extrémité antérieure; ailes latérales absentes chez l'adulte. Trois lèvres petites, semi-circulaires, dépourvues d'ailes labiales, non séparées du corps par un étranglement; chaque lèvre munie sur sa face interne de 2 dents bifides plus ou moins échancrées suivant les spécimens et pour un même spécimen suivant les dents; occasionnellement, une des dents peut ne présenter qu'une pointe; pulpe labiale pénétrant dans les pointes des dents; lèvre dorsale munie de 2 papilles doubles, lèvres latéro-ventrales présentant chacune une papille double, une papille simple latéro-ventrale et une amphide; interlabia absentes (fig. 1, A à E); deirides petites, arrondies, légèrement postérieures à l'anneau nerveux (fig. 2, A, B, C); pore excréteur situé juste en arrière de l'anneau nerveux; système excréteur filamenteux, bilatéral (fig. 3, B à K), avec filament gauche plus développé que le filament droit dans la région antérieure (fig. 3, F); noyau excréteur situé dans le filament latéral gauche environ au milieu de la longueur de l'œsophage (fig. 3, E, J); œsophage élargi en massue à l'extrémité antérieure, mesurant de 6,5 à 9,3 % de la longueur du corps; petit ventricule à contours arrondis, plus large que long; appendice œsophagien et cæcum intestinal absents (fig. 2, A).

Femelle : vulve à lèvres saillantes, s'ouvrant dans une dépression de la paroi du corps, située antérieurement au milieu du corps (de 27 à 48 % de la longueur du corps à partir de l'extrémité antérieure); cuticule entourant la vulve ornée de petites bosses (fig. 2, H); chez une femelle de 40,6 mm, vagin dirigé vers l'arrière, long de 2,3 mm; portion impaire de l'utérus courte (700 µm), se divisant en 2 longs utérus (fig. 2, E) qui se recourbent en crosse à 11,6 mm de l'extrémité postérieure; boucles des ovaires s'étendant antérieurement jusqu'à 6,5 mm du bulbe œsophagien et postérieurement jusqu'à 2,5 mm de l'extrémité postérieure; extrémités aveugles des ovaires situées postérieurement à la vulve; queue conique, munie d'un minuscule mucron terminal (fig. 2, D); glandes rectales non proéminentes; œufs ovales, à coque mince, alvéolée, de 75/45 µm, au stade morula au moment de la ponte (fig. 2, F, G).

Mâle : queue incurvée ventralement, rétrécie à mi-longueur en une pointe conique à extrémité bilobée; 5 paires de papilles postcloacales subventrales dont la plus antérieure, située juste en dessous du cloaque, est double, une paire de phasmides latérales; 30 à 36 paires de papilles précloacales (la plus postérieure pouvant être adcloacale), les 19 paires les plus postérieures sont petites et très proches les unes des autres; une grosse papille impaire précloacale médio-ventrale; cuticule de la lèvre inférieure du cloaque ornée de petits nodules (postcloacal pad de Bruce et Cannon, 1989); annulations cuticulaires précloacales munies ventralement de petites

crêtes transversales sur une longueur d'environ 5 mm (caudal crests de Bruce et Cannon) (fig. 1, F, H, I); spicules égaux, courts, robustes, non ailés, pointus à l'extrémité (fig. 1, G), mesurant de 1,4 à 1,7 % de la longueur du corps; gubernaculum absent; canal éjaculateur long d'environ 2 mm.

DIMENSIONS

Toutes les dimensions sont en µm à l'exception de la longueur du corps et de la distance extrémité antérieure-vulve qui sont en mm.

Femelles (7 spécimens mesurés) : long. totale 35-47 (39,8); larg. maximale 840-1 550 (1 213); œsoph. 2 550-3 400 (2 913); ventricule : long. 200-440 (316); larg. 300-620 (443); distance à l'extr. ant. : de l'anneau nerveux (5 spécimens) 650-860 (737); du pore excréteur (2 spécimens) 750-760 (755); des deirides (5 spécimens) 750-1 200 (910); de la vulve 10,8-22,9 (14,3); queue 400-700 (521).

Mâles (4 spécimens mesurés) : long. totale 17-33 (27,8); larg. maximale 600-1 000 (887); œsoph. 1 600-2 675 (2 284); ventricule : long. 240-300 (264); larg. 300-360 (340); distance à l'extr. ant. : de l'anneau nerveux 310-700 (577); du pore excréteur 375-750 (535); des deirides 400-825 (681); queue 170-225 (191); spicules 300-530 (432); nombre de papilles précloacales 30-36 (33).

QUATRIÈMES STADES

Les quatrièmes stades diffèrent des adultes par la présence d'ailes latérales qui s'insèrent antérieurement un peu en avant du milieu de la distance extrémité antérieure-anneau nerveux et s'étendent postérieurement jusqu'à mi-longueur de la queue (fig. 3, B à F); l'extrémité apicale présente 3 petites lèvres semi-circulaires dont la dorsale est plus large que les ventro-latérales; chaque lèvre est munie sur sa face interne de 4 petites pièces sclérifiées à sommet arrondi (l'une de ces pièces peut être absente); antérieurement à ces pièces se trouve une série de petits mamelons; les papilles céphaliques présentent la même disposition que chez l'adulte, mais les papilles latéro-ventrales sont invisibles sur le spécimen examiné (fig. 3, A).

DISCUSSION

Le statut de l'espèce *Acanthocheilus rotundatus* (Rud., 1819) a été éclairci par Hartwich (1954, 1957) : l'espèce *Ascaris rotundata* a été créée par Rudolphi (1819) pour des parasites récoltés chez *Galeorhinus galeus* (= *Squalus galeus*) dans l'Adriatique; Rudolphi signale que ces parasites ont également été trouvés par Bremser chez *Prionace glauca* (= *Squalus glaucus*); Hartwich, ayant réexaminé les spécimens de Rudolphi parasites de *Prionace glauca* constate qu'ils appartiennent au genre *Acanthocheilus* créé

FIG. 1. — *Acanthocheilus rotundatus*, adulte. A, ♀, vue apicale; B, ♀, lèvre dorsale; C, ♀, lèvre latéro-ventrale; D, ♂, lèvre dorsale; E, ♂, lèvre latéro-ventrale; F, ♂, extrémité caudale, vue latérale; G, spicule; H, I, ♂, extrémités caudales, vues ventrales (A, B, C, D, E, H, I, éch. 100 µm; F, éch. 500 µm; G, éch. 200 µm).

FIG. 2. — *Acanthocheilus rotundatus*, adulte. A, ♂, région antérieure, vue latérale; B, ♀, région antérieure, vue médiane; C, deiride; D, ♀, extrémité caudale, vue latérale; E, ovéjecteur; F, œuf; G, ornementation de la coque de l'œuf; H, région vulvaire (A, E, éch. 500 µm; B, D, éch. 250 µm; C, éch. 50 µm; F, H, éch. 100 µm; G, éch. 10 µm).

par Molin en 1858 et qu'ils sont identiques à l'espèce *A. quadridentatus* Molin, 1858. Cette espèce avait été mise en synonymie par Punt (1941) avec l'espèce *Acanthocheilus bicuspis* (Wedl, 1855). Les 2 espèces *A. bicuspis* et *A. quadridentatus* sont donc synonymes de *A. rotundatus*.

Örley (1885) redécrit sur du matériel récolté à Naples les 2 espèces *A. quadridentatus* et *A. bicuspis* et crée une troisième espèce, *A. intermedius* pour des spécimens parasites de *Mustelus mustelus* (= *M. laevis*). D'après son résumé en allemand et ses figures (tableau IX, fig. 2 et 4), il différencie cette espèce par la forme des dents labiales : chaque dent est chez *A. intermedius* munie à sa base d'un

tubercule dentaire; de plus, l'échancrure médiane des lèvres est profonde et aiguë; nous avons constaté chez nos spécimens que ces caractères présentent des variations individuelles (fig. 1, A à F); la lèvre représentée sur la figure 1, C a le même aspect que celui figuré par Örley pour *A. intermedius* (tableau IX, 4); nous mettons donc *A. intermedius* en synonymie avec *A. rotundatus*.

Enfin, Bruce et Cannon (1990), ayant réexaminé le matériel-type de l'espèce *Acanthocheilus australis* Johnston et Mawson, 1945, parasite de *Mustelus antarcticus* en Australie mettent cette espèce en synonymie avec *Acanthocheilus rotundatus*.

FIG. 3. — *Acanthocheilus rotundatus*. A à F, quatrième stades larvaires : A, vue apicale ; B à F, coupes histologiques transversales : B, au niveau de l'anneau nerveux ; C, au niveau du canal excréteur ; D, au niveau de la commissure ; E, au niveau du noyau excréteur ; F, au niveau du ventricule ; G à K, adulte, coupes histologiques transversales ; G, au niveau de l'anneau nerveux ; H, au niveau du canal excréteur ; I, au niveau de la commissure ; J, au niveau du noyau excréteur ; K, au niveau de l'intestin (le corps a été déformé par la fixation ; seule la partie ventrale de la coupe est représentée). c : conduit excréteur terminal ; f. e. d. : filament excréteur droit ; f. e. g. : filament excréteur gauche ; n : noyau excréteur (A à F, éch. 100 µm ; G à K, éch. 200 µm). Dans toutes les coupes histologiques, l'animal est vu de l'avant.

Les affinités du genre *Acanthocheilus* sont actuellement discutées. Wülker (1930) crée la sous-famille des Acanthocheilinae pour le genre *Acanthocheilus* et un nouveau genre parasite de Raies, *Anacanthocheilus*. Osche (1958) élève la sous-famille au rang de famille et Hartwich (1974) groupe dans la famille des Acanthocheilidae les genres *Acanthocheilus*, *Pseudanisakis* (= *Anacanthocheilus* = *Eustoma*) et *Metanisakis* (ce dernier genre est mis en synonymie avec *Pseudanisakis* par Gibson, 1973).

Sprent (1983) estime que les 2 genres *Acanthocheilus* et *Pseudanisakis* ne sont pas étroitement apparentés, les caractères qu'ils possèdent en commun : réduction des lèvres et absence de glandes anales étant des caractères de convergence, et il propose de retirer le genre *Pseudanisakis* des Acanthocheilidae. Cependant, en 1990, après une révision du genre *Paranisakis* qui se trouve limité à une seule espèce, et la création pour les autres espèces du genre parasites d'Elasmobranches d'un nouveau genre *Mawsonascaris*, il remarque que ces 2 derniers genres possèdent en commun avec *Acanthocheilus* et *Pseudanisakis* un ventricule ovale sans appendice, un système excréteur bifilamenteux avec pore excréteur près de l'anneau nerveux et un développement insignifiant des glandes rectales, et il émet l'hypothèse que les 4 genres sont peut-être plus étroitement apparentés qu'on ne le supposait et pourraient être placés dans un même groupe supra-générique.

Le faible développement des glandes rectales est un caractère qui ne peut, à notre avis, être pris en considération dans l'état actuel des connaissances car ces glandes ne sont pas signalées dans la plupart des descriptions d'Ascarioidea.

En ce qui concerne le système excréteur, comme le remarquent Gibson et Taylor (1976), Gibson (1983) et Sprent (1983), la différenciation entre systèmes excréteurs bilatéral et unilatéral n'est pas nettement tranchée et la tendance à la réduction du filament droit est plus ou moins marquée suivant les espèces chez les Raphidascaridinae et les Anisakinae : ainsi, le genre *Iheringascaris* a un système excréteur bilatéral, les genres *Sulcascaris*, *Raphidascaris* et *Maricostula* possèdent un filament droit réduit à la région antérieure (Gibson, 1983; Bruce et Cannon, 1989); dans le genre *Hysterothylacium*, l'espèce *H. leptaspi* Bruce, 1990 a un système excréteur bilatéral et l'espèce *H. zenis* (Baylis, 1929) un filament droit se terminant antérieurement au ventricule (Bruce, 1990).

Il en résulte que les 4 genres ne se différencient pas par leur système excréteur des autres genres d'Anisakidae au sens d'Hartwich, 1974 et que, en particulier, le genre *Acanthocheilus* ne s'écarte pas des Raphidascaridinae; il présente en fait plus de caractères communs avec les Raphidascaridinae qu'avec les 3 autres genres parasites d'Elasmobranches : structure du système excréteur, forme arrondie du ventricule, structure de la queue du mâle (grand nombre de papilles précloacales et absence de gubernaculum;

de plus, dans un récent travail (1991), Fagerholm analyse la disposition des papilles cloacales chez les différents groupes d'Ascarioidea et note chez les Raphidascaridinae une tendance à la disposition des papilles postcloacales distales en 2 rangées subventrales, ce qui correspond à la disposition rencontrée chez *A. rotundatus*; la présence de crêtes transversales précloacales ou d'une ornementation de la lèvre inférieure du cloaque se rencontrent également chez certaines espèces d'*Hysterothylacium* et de *Maricostula* (voir Bruce et Cannon, 1989); le genre *Acanthocheilus* se différencie seulement des Raphidascaridinae par 2 caractères considérés comme primitifs : lèvres peu développées et absence d'appendice œsophagien.

Par contre, le genre *Pseudanisakis* par son système excréteur avec filament gauche glandulaire et noyau excréteur postérieur au ventricule, de même que par son ventricule allongé, est très proche des Anisakinae, en particulier du genre *Pulchrascaris*, qui présente également des lèvres très réduites (Deardoff, 1987); il s'en différencie par la position primitive du pore excréteur au niveau de l'anneau nerveux.

Quant aux genres *Paranisakis* et *Mawsonascaris*, comme le remarque Sprent (1990), ils sont apparentés aux Anisakinae par leur ventricule allongé et le filament gauche légèrement plus développé que le filament droit, mais s'en écartent par 3 caractères primitifs : le faible nombre des papilles précloacales et la présence d'un gubernaculum, qui les rapprochent des Heterocheilinae et la structure de leur système excréteur qui est plus proche de celui des Raphidascaridinae.

Les 4 genres parasites d'Elasmobranches peuvent donc être placés respectivement à la base des 2 lignées des Raphidascaridinae (genre *Acanthocheilus*) et des Anisakinae (genre *Pseudanisakis* et genres *Paranisakis* et *Mawsonascaris*) (fig. 4); ils ne peuvent cependant être inclus dans ces 2 sous-familles en raison des caractères primitifs qui les en écartent. Ils possèdent entre eux peu de caractères communs et les différences qu'ils présentent dans la structure des lèvres, celle du système excréteur et celle de la queue du mâle nous semblent trop importantes pour qu'ils puissent être groupés dans une même sous-famille. Il nous paraît donc préférable de les placer dans 3 sous-familles différentes, incluses dans la famille des Anisakidae telle qu'elle est définie par Gibson (1983) (ou dans celle des Ascarioidea dans le système proposé par Sprent, 1983).

Diagnoses des 3 sous-familles

Acanthocheilinae Wülker, 1930

Anisakidae *sensu* Gibson, 1983. Lèvres très petites; pore excréteur au niveau de l'anneau nerveux; système excréteur bilatéral, filamenteux; noyau excréteur situé dans le filament postérieur gauche, antérieurement à la jonction œsophago-intestinale; ventricule arrondi; appendice œso-

FIG. 4. — Schéma évolutif supposé des Ascaridoidea (la famille des Crossophoridae, d'affinités douteuses, n'a pas été représentée). Les lettres correspondent aux caractères évolutifs énumérés ci-dessous, chaque lettre est suivie d'un chiffre qui indique l'état d'évolution du caractère, le chiffre 1 correspondant à l'état primitif.

A : position du noyau excréteur. 1 : au niveau de la commissure; 2 : dans le filament postérieur gauche.

B : nature du filament postérieur gauche. 1 : filamenteux; 2 : glandulaire.

C : position du pore excréteur. 1 : au voisinage de l'anneau nerveux; 2 : au niveau de la base des lèvres.

D : nature de la commissure. 1 : sans expansion glandulaire; 2 : avec expansion glandulaire.

E : forme du ventricule. 1 : arrondi, dépourvu d'appendice œsophagien; 2 : globuleux, lobuleux ou avec 5 appendices; 3 : allongé, dépourvu d'appendice œsophagien; 4 : arrondi, pourvu d'un appendice œsophagien ventral; 5 : absent.

F : développement des lèvres. 1 : peu développées; 2 : développées.

Ce schéma s'appuie principalement sur les travaux de Sprent, 1983 et Gibson, 1983.

Pour la structure du système excréteur du genre *Maricostula*, voir Bruce et Cannon, 1989.

phagien absent; gubernaculum absent; papilles précloacales nombreuses; spicules simples, non ailés. Parasites de Requins (Pleurotremata, Selachii).

Un genre unique : *Acanthocheilus* Molin, 1858.

Paranisakinae (Hartwich, 1974, trib.)

Anisakidae *sensu* Gibson, 1983. Lèvres bien développées;

pore excréteur au niveau de l'anneau nerveux; système excréteur bilatéral, avec filament gauche légèrement plus large que le filament droit; noyau excréteur situé dans le filament postérieur gauche, antérieurement à la jonction œsophago-intestinale; ventricule allongé; appendice œsophagien absent; gubernaculum présent; papilles précloac-

cales peu nombreuses (moins de 13 paires); spicules ailés. parasites d'Elasmobranches (Selachii).

Deux genres : *Paranisakis* Baylis, 1923 et *Mawsonascaris* Sprent, 1990.

Pseudanisakinae n. subfam.

Anisakidae *sensu* Gibson, 1983. Lèvres très petites; pore excréteur au niveau de l'anneau nerveux; système excréteur bilatéral; filament postérieur gauche élargi en ruban; noyau excréteur situé dans le filament postérieur gauche, au niveau de la jonction œsophago-intestinale; ventricule allongé; appendice œsophagien absent; gubernaculum absent; papilles précloacales peu nombreuses (moins de 10 paires); spicules ailés. Parasites de Raies (Hypotremata, Selachii).

Un genre unique : *Pseudanisakis* Layman et Borovkova, 1926.

RÉFÉRENCES

- Baylis H. A. : Parasitic Nematoda and Acanthocephala collected in 1925-1927. *Discovery Reports*, 1929, 1, 541-560.
- Bruce N. L. : *Hysterothylacium* Ward and Magath, 1917, and *Ichthyascaris* Wu, 1949, ascaridoid nematodes from Australian demersal fishes. *Mem. Queensland Museum*, 1990, 28, 389-426.
- Bruce N. L., Cannon R. G. : *Hysterothylacium*, *Iheringascaris* and *Maricostula* new genus, nematodes (Ascaridoidea) from Australian pelagic marine fishes. *J. Nat. Hist.*, 1989, 23, 1397-1441.
- Bruce N. L., Cannon R. G. : Ascaridoid Nematodes from Sharks from Australia and the Solomon Islands, Southwestern Pacific Ocean. *Invertebrate Taxon.*, 1990, 4, 763-783.
- Deardorff T. L. : Redescription of *Pulchrascaris chiloscyllyi* (Johnston and Mawson, 1951) (Nematoda, Anisakidae), with Comments on Species in *Pulchrascaris* and *Terranova*. *Proc. Helm. Soc. Wash.*, 1987, 54, 28-39.
- Diaz J. P. : Contribution à l'étude de quelques nématodes de Crustacés. *Thèse 3^e cycle*, Montpellier, 1969.
- Fagerholm H. P. : Systematic implications of male caudal morphology in ascaridoid nematodes parasites. *Systematic Parasitol.*, 1991, 19, 215-228.
- Gibson D. I. : The genus *Pseudanisakis* Layman et Borovkova, 1926 (Nematoda: Ascaridoidea). *J. Nat. Hist.*, 1973, 7, 319-340.
- Gibson D. I. : The systematics of Ascaridoid Nematodes. A current assessment. In: Stone A. R., Platt H. M. et Khalil L. F., edit., Concepts in Nematode Systematics. *Systematics Association Special Volume n° 22*, Academic Press, Londres, 1983, 321-338.
- Gibson D. I., Taylor A. L. : A comment upon the Taxonomic Significance and Function of the « Excretory System » of Ascaridoid Nematodes. *Parasitology*, 1976, 73, (Proc. B. S. P.), v.
- Hartwich G. : Die Vorderarm-strukturen, das Excretionsystem sowie der Kopfbau der Ascariden und ihre taxonomische Bedeutung. *Wiss. Z. Martin-Luther-Univ. Halle-Wittenb.*, 1954, 3, 1171-1212.
- Hartwich G. : Zur Systematik der Nematoden-Superfamilie Ascaridoidea. *Zool. Jb.*, 1957, 85, 211-252.
- Hartwich G. : Keys to Genera of the Ascaridoidea. In: Anderson R. C., Chabaud A. G., Wilmott S., edit., CIH Keys to the Nematode Parasites of Vertebrates, n° 2, Farnham Royal, Commonwealth Agricultural Bureaux, 1974, 15 p.
- Hartwich G. : Schlauchwürmer, Nematelminthes, Rund-oder Fadenwürmer, Nematoda. Parasitische Rundwürmer von Wirbeltieren. I. Rhabditida und Ascaridida. Die Tierwelt Deutschlands, 62. Gustav Fischer, Jena, 1975, 256 p.
- Johnston T. H., Mawson P. M. : Parasitic Nematodes. B. A. N. Z. Antarctic Research Expedition 1929-1931, Reports-Series B (Zoology and Botany), 1945, 5, part 2, 73-159.
- Molin R. : Prospectus helminthum, quae in prodromo faunae helminthologicae Venetiae continentur. *Sitzungsb. K. Akad. Wiss. Math.-Naturw. Cl.*, 1858, 30, 127-158.
- Örley L. : Die Entozoen der Haien und Rochen. *Természetr. Füz.*, 1885, 9, 216-220 (en hongrois).
- Osche G. : Beiträge zur Morphologie, Ökologie und Phylogenie der Ascaridoidea (Nematoda). Parallelen in der Evolution von Parasit und Wirt. *Z. Parasitenk.*, 1958, 18, 479-572.
- Punt A. : Recherches sur quelques Nématodes parasites de Poissons de la Mer du Nord. *Mem. Mus. Roy. Hist. Nat. Belgique*, 1941, 98, 1-110.
- Rudolphi C. A. : Entozoorum synopsis cui accedunt mantissa duplex et indices locupletissimi, Berolini, 1819, 811 p.
- Schuurmans-Stekhoven Jr. J. H. : Résultats scientifiques des croisières du Navire-École belge *Mercator*, vol. I, III. Nematoda Parasitica. *Mem. Mus. Roy. Hist. Nat. Belgique*, 2^e sér., 1937, 9, 27-42.
- Sprent J. F. A. : Observations on the Systematics of the Ascaridoid Nematodes. In: Stone A. R., Platt H. M., Khalil L. F., edit., Concepts in Nematode Systematics. *Systematics Association Special volume n° 22*, Academic Press, Londres, 1983, 321-338.
- Sprent J. F. A. : Some ascaridoid nematodes of fishes: *Paranisakis* and *Mawsonascaris* n. g. *Systematic Parasitol.*, 1990, 15, 41-63.
- Wedl K. : Helminthologische Notizen. *Sitzungsb. K. Akad. Wiss. Math.-Naturw. Cl.*, 1855, 16, 371-408.
- Wülker G. : Über Nematoden aus Nordseetieren. *Zool. Anz.*, 1930, 87, 293-302.
- Yamaguti S. : Studies on the Helminth Fauna of Japan, Part 33. Nematodes of Fishes. II. *Jap. J. Zool.*, 1941, 9, 343-396.