CYCLE BIOLOGIQUE DE *PARALIBYOSTRONGYLUS HEBRENICUTUS* (NEMATODA : TRICHOSTRONGYLIDAE)

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

RÉSUMÉ

Le cycle biologique de *Paralibyostrongylus hebreanicutus* s'effectue spontanément chez son hôte *Atherurus africanus* maintenu en captivité et, expérimentalement, chez le Cobaye et le Lapin. Il a été étudié chez le Cobaye. La morphogenèse et la morphologie larvaire sont décrites.

L'infestation s'effectue aussi bien par voie cutanée que par voie buccale. Les larves infestantes engainées muent dès leur pénétration chez le Vertébré.

Par voie cutanée, elles arrivent dans les poumons à H8, très vraisemblablement par la voie lymphatique et le cœur droit, puis parviennent dans l'estomac dès J2. Cependant la possibilité d'une migration directe par les lymphatiques du mésentère et par traversée de la paroi digestive ne peut être exclue car quelques larves ont été trouvées dans le mésentère péristomacal.

Par voie buccale, les L3 arrivent directement dans l'estomac; à H24, elles logent dans la lumière des cryptes de la muqueuse

gastrique. La même localisation est constatée à J3 pour les larves inoculées par voie cutanée. A J5, quel que soit le mode d'infestation, les larves se trouvent à leur place définitive, enrobées dans le mucus recouvrant la surface de l'estomac où s'effectue la 3^e mue (L3-L4), puis la 4^e mue (L4-Ad) qui a lieu à J19. Les œufs apparaissent à J28.

En dehors des granulomes inflammatoires des poumons ou du mésentère, qui sont constatés de H24 à J3, le Nématode ne paraît déterminer aucune lésion.

Le genre *Paralibyostrongylus* est un des plus primitifs de la lignée Libyostrongylinae-Cooperiinae, la double possibilité dans les voies d'infestation paraît avoir permis la transition entre les cycles primitifs par voie cutanée et les cycles plus spécialisés par voie orale, ceux-ci ayant rendu possible la réussite évolutive du groupe chez les grands Herbivores.

SUMMARY: Life cycle of *Paralibyostrongylus hebreanicutus* (Nematoda: Trichostrongylidae).

Paralibyostrongylus hebreanicutus accomplishes its life cycle spontaneously in captive *Atherurus africanus*, its natural host, and in experimentally infected guinea pigs and rabbits. Morphogenesis and larval morphology were studied in the guinea pig and described herein.

Host infection were achieved either by subcutaneous or by oral inoculation. The ensheathed infective larvae moult soon after penetration in the vertebrate host.

Following subcutaneous inoculation, they reach the lungs very probably through the lymphatic vessels and the right heart at H8, and the stomach as soon as D2. However, a possible direct migration by the mesenteric lymphatic vessels and crossing of the digestive wall cannot be excluded as a few larvae were found in the peristomachal mesentery.

Following ingestion, L3 larvae reached the stomach directly. 24 hours post-ingestion, they were localized deep inside the gas-

tric mucosa crypts lumen. The same larval localization was observed at D3 after a subcutaneous inoculation. At D5, regardless of the inoculation route, larvae reached their definitive position, embedded in the gastric mucosa mucus lining, where they underwent the 3rd moulting (L3-L4) followed by the 4th moulting (L4-Ad) at D19. Eggs appeared at D28.

Except for the inflammatory granuloma seen in the lungs and the mesentery from H24 to D3, the nematode induced no tissue lesion.

The genus *Paralibyostrongylus* is one of the most primitive in the Libyostrongylinae-Cooperiinae line. The double transmission route, may have made possible the transition from primitive cycles by cutaneous penetration to more specialized cycles by the oral route, the latter being responsible for the evolutionary success of the group in large herbivores.

INTRODUCTION

Le genre *Paralibyostrongylus* présente un intérêt particulier car il appartient à la sous-famille des Libyostrongylinae, supposée être à l'origine de la plupart des Trichos-

strongylidae parasites de Ruminants. Son cycle biologique est donc important à connaître.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

a — Hôtes

L'hôte d'origine est *Atherurus africanus*. Un mâle, MNHN 125 DS, capturé au village de M'Bolo au Gabon, est polyinfesté naturellement; il a été rapporté au laboratoire par le Dr Odile Bain, le 7 août 1981. L'animal a été utilisé pour des travaux sur ses

* Laboratoire de Zoologie (Vers) associé au CNRS, 61, rue Buffon, F 75231 Paris Cedex 05.

** Unité d'Anatomie et de Cytologie pathologiques, Hôpital Saint-Michel, 33, rue Olivier-de-Serres, F 75015 Paris.

Accepté le : 22 janvier 1992.

plasmodies et ses filaires. Au moment des expériences, il est en captivité depuis 6 ans et conserve son infestation initiale à *Paralibyostrongylus* jusqu'à sa mort en juillet 1988. La fin des expériences est réalisée à partir de l'*Atherurus africanus* mâle MNHN 62 DS capturé au Gabon (région de Franceville) et apporté au laboratoire par le Dr Ch. Roussillon le 8 janvier 1980. L'infestation spontanée de l'animal persiste jusqu'à la fin des expériences, en décembre 1990.

Les hôtes expérimentaux comprennent différents Rongeurs nés au laboratoire : *Meriones unguiculatus*, *Cavia porcellus*, *Cricetus cricetus*, *Proechimys oris* et *Oryctolagus cuniculus domesticus*.

b — Coprocultures

Les fèces de l'Athérure (ou parfois du Cobaye infesté expérimentalement) sont écrasées dans un mélange en proportion égale de charbon végétal et de vermiculite Vremex-Elfi (voir Durette-Desset et Cassone, 1987). Deux types de coprocultures sont réalisées à partir de ce mélange : la première selon la méthode Brumpt (Langeron, 1949), la seconde selon la méthode Harada et Mori, 1955. La récupération des larves se fait, dans le premier cas, par inondation de la coproculture ou par la méthode de Baermann (Langeron, 1949) et, dans le second cas, par simple récupération du culot. Les L3 peuvent être récoltées plus rapidement avec la méthode Harada et Mori (tableau I) et c'est donc cette dernière que nous avons choisi d'utiliser. Les larves infestantes sont conservées dans de l'eau de Volvic et mises à l'étuve à 27° C.

TABLEAU I. — *Isolement des L3 dans les coprocultures. La méthode de Harada et Mori permet une récolte plus rapide des larves infestantes.*

Type de la coproculture	nombre L3 récoltées	% J4-J15.	% J16-J30	% post J30
Brumpt	29000	42	6	52
Brumpt	18000	59	3	38
Brumpt	79000	50	18	32
Harada & coll.	13000	89	5	6
Harada & coll.	24000	88	7	5
Harada & coll.	43000	93	6	1
Harada & coll.	27000	81	14	5

c — Modes d'infestation

Par voie buccale, les larves sont directement intubées dans l'estomac au moyen d'une canule.

Par voie cutanée, les pattes et le ventre de l'animal expérimenté sont mis en contact avec une suspension de larves infestantes,

ou bien les larves sont injectées sous la peau à l'aide d'une seringue.

d — Recherche et récolte des parasites

Les stades L1 et L2 sont recherchés directement dans la coproculture. Les stades L3, engainés dans la cuticule du stade 2, désignés comme (L3), sortent spontanément du mélange à partir de J3. Chez le Vertébré, l'estomac et l'intestin grêle (divisé en 4 segments égaux) sont débarrassés de leur contenu et la muqueuse est raclée avec une lame; les poumons, foie et cœur sont dilacérés dans de l'eau physiologique. Puis les différents organes sont placés quelques heures à l'étuve à 27° C.

— 1 832 spécimens ont été récoltés au cours de 35 expériences et ont fourni le matériel utilisé pour l'étude morphologique : H1 : 34 larves au stade 3 débarrassées de leur mue = 34 L3; H4 : 80 L3; H8 : 300 L3; H12 : 565 L3; J1 : 112 L3; J2 : 152 L3; J3 : 168 L3; J4 : 295 L3 et larves au stade 4 engainées dans la cuticule du stade 3 = 295 L3 + (L4); J5 : 1 L3 + 1 (L4); J7 : 7 larves au stade 4 débarrassées de leur mue = 7 L4; J15 : 83 L4 et immatures engainées dans la cuticule du stade 4 = 83 L4 + (Im); J19 : 34 immatures dégainées = 34 Im. Les adultes proviennent de l'estomac de l'Athérure femelle, MNHN 158 DS capturé au Gabon et apporté au laboratoire par le Dr Ch. Roussillon le 14 novembre 1980.

Les stades libres sont étudiés vivants. Les stades larvaires parasites, les immatures et les adultes, sont recherchés à la loupe et fixés à l'alcool 70° bouillant. Les mensurations sont exprimées en micromètres. Les chiffres ayant servi au calcul des moyennes sont enregistrés au laboratoire de Zoologie des Vers sous le numéro MNHN 461 KS.

ÉTUDE MORPHOLOGIQUE

A — DESCRIPTION DES STADES LIBRES L1, L2, (L3)

Ils sont très proches morphologiquement. La différenciation se fait entre la L1 et la L2 par un accroissement de taille très important (75 %) et par la forme de la queue, plus fine chez la L1 (fig. 1, A, B). La (L3) se reconnaît à sa double cuticule puisqu'elle reste enfermée dans celle de la L2 (fig. 1, C).

Les sexes ne sont pas distinguables, les ébauches génitales étant morphologiquement proches et occupant sensiblement la même position. Absence de vésicule céphalique et de synophe. Pharynx présent chez les trois stades. L'œsophage de type rhabditide chez la L1-L2 est de type strongylide chez la (L3).

FIG. 1. — *Paralibyostrongylus hebreanicus* (Lane, 1923).

Stades larvaires libres A à C. — A, L1, vue latérale droite; A1 à A3, ébauches génitales : A1, vue latérale droite; A2, vue ventrale; A3, a, vue ventrale, b, vue latérale gauche. — B, L2, vue latérale gauche; B1-B2, ébauches génitales : B1, vue latérale droite; B2, a, vue ventrale, b, vue latérale gauche. — C (L3), vue latérale droite.

Stades larvaires parasites D à N. — D, L3, queue, vue latérale droite; D1-D2, ébauches génitales : D1, vue latérale gauche; D2, vue latérale droite. — E, L3 ♂ à J4, moitié postérieure, vue latérale gauche. — F, L3 ♀ à J4, queue, vue latérale gauche. — G, L4 ♂ à J7, moitié postérieure, vue latérale droite. — H, L4 ♀ à J7, id, vue latérale droite. — I, J, L4 ♀ à J15, partie antérieure, puis partie postérieure, vue latérale gauche. — K, L3 à J3, tête, vue apicale. — L, L4 à J15, tête, vue apicale. — M, L3 à J3, coupe transversale au milieu du corps. — N, L4 à J15, coupe transversale au milieu du corps.

A1 à A3, B1-B2, D1-D2 : éch. 30 µm; A, B, C, G, H : éch. 100 µm; D, E, F : éch. 40 µm; I, J : éch. 150 µm; K, L : éch. 25 µm; M, N : éch. 20 µm.

Mensurations. Voir tableau II.

TABLEAU II. — Principales mensurations des stades libres.

	L1	L2	(L3)
L du corps	x=383,5 335-420	x=688,5 585-750	x=681,5 595-745
l du corps	x=21,7 18-25	x=28,5 25-32	x=29,4 26-33
P.E./tête		x=115 105-125	x=110,2 90-125
long.oesoph.	x=112,5 105-125	x=143 140-150	x=155,5 145-165
long.E.G.	x=9,5 6-11	x=15,4 14-18	x=17,4 13-25
E.G.queue/L%	x=47,85 44,4-51,3	x=47,69 45,3-50,3	x=51,38 47,8-61,8
long. queue	x=78,1 70-85	x=113,2 97-125	x=113,5 110-115

E.G. : ébauche génitale; P.E. : pore excréteur; Ligne supérieure : x = moyenne sur 10 larves; Ligne inférieure : mesures extrêmes observées.

B — DESCRIPTION DES STADES LARVAIRES PARASITES ET DES IMMATURES

1 — IDENTIFICATION DU SEXE

Elle ne peut être faite qu'à J4. Chez la femelle, l'ébauche génitale est située très postérieurement et a une forme oblongue (fig. 1, F); chez le mâle, l'ébauche est encore située aux environs de la moitié du corps et un massif cellulaire, ébauche de la future bourse caudale, est apparu juste en arrière du rectum (fig. 1, E).

2 — IDENTIFICATION DES STADES LARVAIRES

Les L4 se différencient des L3 par un net accroissement de la taille et par l'absence de pharynx (fig. 1, I). Chez le mâle, on observe un gonflement de la partie postérieure du corps (correspondant à la future bourse caudale) (fig. 2, G) et dans les deux sexes un allongement considérable de l'ébauche génitale.

Les immatures se différencient de la L4 par l'apparition, chez le mâle, des côtes bursales à partir du massif

cellulaire situé en arrière du rectum (fig. 2, G) et dans les deux sexes par la mise en place des différentes parties du tractus génital.

Les passages L3-L4, L4-immature, se font de la même façon et dans le même ordre : décollement de la cuticule dans la région caudale, puis dans la région antérieure, enfin sur tout le long du corps.

3 — MORPHOGENÈSE

— Tête : chez la L3, pas d'anneau buccal; la bouche, triangulaire, est entourée de 6 papilles labiales internes, 2 amphides et 4 papilles céphaliques. Pharynx bien individualisé (fig. 1, K).

Chez la L4, la bouche, ronde, est entourée de 6 papilles labiales internes, 6 papilles labiales externes beaucoup plus grosses, 2 amphides et 4 papilles céphaliques. Présence d'un petit anneau buccal, absence de vésicule céphalique (fig. 1, L). Chez l'immature, le cycle de papilles est le même que pour la L4. La bouche est triangulaire et l'anneau buccal bien visible. Pas de vésicule céphalique.

— Synophe : la L3 présente tout le long du corps deux petits bourrelets latéraux (fig. 1, M). Chez la L4, ils disparaissent pour laisser place à une zone légèrement concave (fig. 1, N). Pas de synophe chez la L4, ni l'immature (fig. 2, J).

— Appareil génital :

Femelle — Chez la L3, pas d'évolution de l'ébauche génitale jusqu'à J2. A J3, on note l'amorce d'une migration vers la partie postérieure du corps chez certains spécimens, en même temps qu'un accroissement important de la taille de l'ébauche génitale qui se présente sous l'aspect d'un massif cellulaire unique. A J4, l'ébauche génitale des femelles a migré très rapidement vers sa place définitive en même temps qu'elle s'allonge.

Chez la L4, dès J4 et jusqu'à J15, croissance antéro-postérieure (didelphe) de 2 cordons cellulaires de part et d'autre d'un massif central à partir duquel commencent à s'organiser la vulve et l'ovéjecteur (fig. 1, J). Quelques cellules ventrales de cette zone centrale s'individualisent et se creusent pour dessiner la région vulvaire, alors que la région dorsale s'épaissit. Chez toutes les L4 observées à J15, les différentes parties du tractus génital ne sont pas identifiables.

Chez l'immature, dès l'individualisation de l'immature

FIG. 2. — *Paralibyostrongylus hebrenicus* (Lane, 1923).

A à G, adultes : A, ♂, tête, vue apicale; B, ♂, région antérieure, vue ventrale; C, ♀, queue, vue latérale gauche; D, ♂, gubernaculum, vue ventrale; E, ♂, spicule gauche, vue latérale droite; F, ♂, bourse caudale, vue ventrale; G, ♀, région de l'ovéjecteur, vue latérale gauche.
H à K, stades larvaires parasites : H, L4 ♂ à J15, vue latérale gauche montrant les bourgeons des côtes bursales; I (Im.), ♂ à J15, vue latérale droite; J (Im.), ♂ à J15, coupe transversale du corps; K (Im.), ♀ à J15, région de la vulve, vue latérale gauche.
A : éch. 25 µm; B, C, F : éch. 100 µm; D, E, J : éch. 50 µm; G : éch. 200 µm; H, I, K : éch. 75 µm.

Durée d'infest.	J2	J2	J2	J2	J3	J3	J4	J4	J4	J4	J7	J7	J15	J15	J15	J15
Stade larvaire	L3	L3	L3	L3	L3	L3	L3	L3	(L4)	(L4)	L4 m.	L4 f.	L4 m.	L4 f.	(I) m.	(I) f.
Localisation	liqu.abdom.	poum.	est.muq.	est.cont.	est.muq.	est.cont.	est.muq.	est.cont.	est.muq.	est.cont.	est.cont.	est.cont.	est.cont.	est.cont.	est.cont.	est.cont.
Nb.Larv.mes.	6	11	13	11	15	22	13	12	7	17	3	4	10	10	6	14
L du corps	x=595 585-605	x=570,4 490-605	x=558,1 505-595	x=560,9 510-590	x=511,67 430-605	x=589,77 480-710	x=723,06 530-860	x=641,67 550-770	x=783,57 770-810	x=775,59 730-835	x=1286,6 835-1745	x=1432,5 1100-1685	x=1490 860-2445	x=1020,5 915-1210	x=3200 3050-3400	x=3831,4 2950-4640
l du corps	x=21,5 20-23	x=22,8 20-26	x=20,5 19-22	x=22,7 20-30	x=21,1 19-23	x=20,9 19-23	x=24,7 20-30	x=23,6 17-36	x=26,6 25-30	x=26,4 22-32	x=37 28-48	x=35,75 35-38	x=35,6 26-60	x=27,4 23-31	x=64,2 55-70	x=71,4 55-90
P.E./tête	x=113 110-120	x=104 60-115	x=105 91-110	x=106 98-115	x=90,9 80-100	x=102 90-118	x=125 80-145	x=115 95-140	x=132 130-140	x=133 120-145	x=141,6 120-175	x=160 145-175	x=170 135-220	x=143 140-150	x=260 250-270	x=268 210-310
long.oesoph.	x=142,5 125-155	x=144,5 85-170	x=136,8 95-155	x=142,7 115-163	x=108 75-145	x=140,36 100-175	x=167,69 95-205	x=157,25 105-205	x=169,71 155-195	x=186,82 160-205	x=230 210-250	x=224,25 172-250	x=254 225-325	x=245 220-275	x=336 280-390	x=379 295-430
long.E.G.	x=15,5 10-18	x=17,2 10-26	x=14,1 8-25	x=14 8-20	x=14,9 7-34	x=18,4 11-28	x=34,2 10-72	x=23,1 15-35	x=40,3 25-64	x=38,9 22-67	x=246 88-410	x=172,5 100-220	x=183,5 125-220	x=315 195-555	x=955,83 830-1220	x=1786,8 785-2985
E.G.queue/l.%	x=45,8 42,1-48,8	x=44,2 41,2-45,9	x=44,7 41,2-47,4	x=46,1 43,5-51	x=44,06 39-55	x=49,13 40-60	x=54,46 40-63	x=49,75 45-60	x=53,57 46-60	x=56,35 52-62	x=38,31 32,7-43,2	x=25,58 22-28,94	x=37,1 27-44,6	x=29,55 25,2-33,7	x=35,73 32,8-41,3	x=36,8 19,5-43,7
long. queue	x=52,8 50-55	x=52,4 48-58	x=50,7 46-55	x=53 48-60	x=36,62 26,2-44,8	x=37,7 28-44,9	x=39,88 21-57	xm=37,25 xf=37 23-46	xm=34,25 xf=21,33 21-43	xm=38,91 xf=21,6 18-44	x=60,33 55-60	x=66,25 60-75	x=62,2 55-70	x=60,3 55-65	x=86,7 80-95	x=113 90-140

cuticule de la L4, l'ovaire, l'utérus et l'ovéjecteur sont nettement distinguables. La croissance se poursuit jusqu'à l'ouverture de la vulve juste avant la 4^e mue (*fig. 2, K*). Toutes les régions de l'appareil génital sont alors en place et bien individualisées. A J19, l'appareil génital a atteint sa structure définitive.

Mâle — Chez la L3 jusqu'à J4, même évolution que dans le cas des femelles. A la fin du stade L3, juste avant le décollement de la queue et de la tête de la L4, l'ébauche génitale migre au tiers postérieur du corps et s'allonge en même temps que se met en place l'ébauche de la bourse caudale sous forme d'un massif cellulaire situé juste sous le rectum (*fig. 2, H*).

Chez la L4, les trois parties : testicule, vésicule séminale, canal déférent, sont bien distinctes. L'ébauche de la bourse caudale envahit toute la région postérieure et, dès J7, les cellules s'organisent en travers à partir desquelles les côtes bursales s'individualisent (des J15). A J7 l'ébauche génitale continue de croître postérieurement jusqu'à sa jonction avec l'intestin.

Chez l'immature, le début du stade (Im.) est marqué par l'individualisation des côtes bursales et le début de formation des spicules à partir de grosses cellules situées dorso-ventralement et en avant du cloaque (*fig. 2, I*). Le canal déférent s'ouvre, les petites cellules serrées s'aplatissent en périphérie, ménageant une ouverture centrale.

4 — MENSURATIONS. Voir *tableau III*.

C — DESCRIPTION DES ADULTES

Morphologie (*fig. 2, A à G*) : nous ne donnons que quelques figures, le matériel correspondant à la redescription de *Paralibyostrongylus hebreunicus* (Lane, 1923) donnée par Puylaert, 1967.

TENTATIVES DE DÉGAINEMENT DES LARVES INFESTANTES

Toutes les larves infestantes récoltées dans les coprocultures sont engainées. Trois séries d'expériences ont été tentées pour obtenir le dégainement.

1 — Méthode Lepage, 1934 : les larves sont plongées dans une solution à 0,03 ml d'eau de javel pour 20 ml d'une solution NaCl à 1,4 %; les larves demeurent engainées après 1/2 heure dans le liquide, elles meurent sans se dégainer si on prolonge l'exposition.

2 — Dessèchement : les larves sont conservées à la température du laboratoire ou à l'étuve à 27° C. Elles sont

TABLEAU III. — Principales mensurations des stades libres.

E.G. : ébauche génitale; P.E. : pore excréteur; liqu. abdom. : liquide abdominal; poum. : poumons; est muq. : muqueuse stomacale; est cont. : contenu stomacal; Ligne supérieure : x = moyenne sur 10 larves; Ligne inférieure : mesures extrêmes observées.

réhydratées au bout de 24 heures, 48 heures, 3 jours, 4 jours, 8 jours... Aucune larve n'a été retrouvée dégainée.

3 — Dégainement par vieillissement : 36 000 (L3) récoltées en février sont séparées en 2 lots, l'un mis à l'étuve à 27° C, l'autre à 11°. A 27° C, toutes les larves restent bien vivantes, les 6 premiers mois. Ce nombre décline très rapidement entre 7 et 9 mois : on trouve 15 % de larves vivantes au 7^e mois, 12 % au 8^e mois et toutes sont mortes au 9^e mois. A 11° C, 70 % (L3) sont encore vivantes 10 mois après leur mise en conservation. Seules quelques larves sont vivantes au bout d'un an. Aucune larve dégainée n'a été observée lors de cette expérience.

Aucun dégainement artificiel n'a donc pu être obtenu. La mue de la L2 a été retrouvée dans le derme lors d'infestation par injections sous-cutanées.

HÔTES RÉCEPTIFS

Les résultats des infestations sont indiquées dans le tableau IV. Seuls les Cobayes et les Lapins sont réceptifs. Les infestations des Hamsters, des Mérions et des Proéchimys sont négatives.

TABLEAU IV. — Infestations expérimentales.

Hôte	SC/TC/B	n (L3)	J	F- M
Cobaye	B	24000	J31	7F-1M
Cobaye	TC	24000	J31	26F-16M
Cobaye	TC	35000	J115	2M
Cobaye	TC	20000	J104	2M
Cobaye	TC	1500	J104	0
Cobaye	SC	11000	J15	2F-7M
Cobaye	SC	20000	J104	1F
Lapin	B	6600	J42	67F-46M
Lapin	B	6600	J45	55F-37M
Lapin	SC	50000	J36	44F-31M
Lapin	TC	30000	J105	38F-40M
Hamster	B	24000	J31	0
Hamster	TC	24000	J31	0
Meriones	B	1500	J45	0
Meriones	SC	1500	J45	0
Meriones	TC	35000	J45	0
Proechimys	B	5400	J53	0
Proechimys	SC	5400	J53	0
Proechimys	TC	25000	J53	0
Proechimys	TC	25000	J53	0

B : L3 par voie buccale ; T.C. : L3 au contact de la peau ; S.C. : L3 en injection sous-cutanée ; n (L3) : nombre de larves infestantes engainées de l'inoculum ; J : jour de l'autopsie ; F : nombre de femelles et M : nombre de mâles trouvés à l'autopsie.

En règle générale, les infestations de Rongeurs par les Trichostrongyloïdes guérissent spontanément en captivité, et les infestations expérimentales sont de courte durée. Au contraire, *Paralibyostrongylus* chez l'Athérure en captivité

persiste pendant toute la vie de l'animal. Un Athérure, né au laboratoire, est resté indemne jusqu'à ce qu'il soit mis en contact avec la litière infectée de l'Athérure 62 DS. Il est devenu positif au bout de 28 jours.

Les données biologiques fournies ci-dessous ont été obtenues chez le Cobaye.

CHRONOLOGIE DU CYCLE

— *Stades libres* : à la température du laboratoire (22° C), les œufs récoltés dans de l'eau de Volvic donnent naissance aux L1 en 24 heures. La même observation est faite pour les coprocultures placées à l'étuve à 28° C. Les L2 sont récoltées à 48 heures. Les (L3) apparaissent à 72 heures.

— *Stades parasites* : la seconde mue a lieu dans le conjonctif sous-épidermique pour l'infestation par voie cutanée (*Pl. I, A*), dans l'estomac pour l'infestation par voie buccale. Quel que soit le mode d'infestation, les premières (L4) apparaissent à J4. La troisième mue a lieu dans le mucus qui tapisse l'épithélium stomacal à J6-J7. Les (Im.) apparaissent à J15 et la dernière mue a lieu à J19.

— *Période prépatente* : elle est de 28 jours chez un Athérure né au laboratoire (cf. chapitre V).

Chez le Cobaye, des examens coprologiques positifs ont été constatés entre le 28^e et le 70^e jour après l'infestation, mais bien que presque tous les animaux soient positifs à l'autopsie, les examens coprologiques sont très souvent négatifs.

MIGRATIONS LARVAIRES CHEZ LE VERTÉBRÉ

Les infestations ont été réalisées soit par voie transcutanée soit par voie orale.

27 Cobayes sont infestés par voie cutanée (9 par voie transcutanée, 18 par injection sous-cutanée) et 14 par voie buccale. Les examens s'échelonnent entre H1 et J30 (H1-H4-H8-H12-J1-J2-J3-J4-J5-J7-J15-J19-J30).

Les 41 Cobayes ont été sacrifiés. Ils sont, soit disséqués pour la recherche directe des larves, soit fixés pour l'histologie. Dans certains cas, les deux techniques sont pratiquées pour moitié des organes.

Suivant le type d'infestation choisie, le comportement de la larve chez l'hôte est différent.

Migrations larvaires après infestation cutanée

La mue 2 a lieu dans le conjonctif sous-épidermique. Dès H4-H8, les L3 sont massivement dans l'hypoderme. On les retrouve dès H8 dans les poumons (gros vaisseaux (*Pl. I, B*) et alvéoles pulmonaires). A H24, quelques larves ont été trouvées (observation histologique seulement) dans le mésentère péri-stomacal (*Pl. I, C*).

Deux animaux autopsiés entre H36 et H48 présentaient chacun 5 L3 dans le liquide thoraco-abdominal. 34 Cobayes

ont été sacrifiés; entre H1 et J15, à l'autopsie ou à l'observation histologique, aucun ne présentait de L3 dans le foie.

Entre J2 et J3, les premières L3 apparaissent dans l'estomac. A J3, de très nombreuses L3 sont trouvées dans la lumière gastrique au fond des cryptes de la muqueuse (*Pl. I, D*) et quelques-unes seulement se trouvent en surface dans le contenu gastrique et dans la couche de mucus tapissant la muqueuse. A partir de J5, les larves (L4) et L4 sont sorties des cryptes et sont dans le mucus de surface. La mue 3 a lieu dans la couche de mucus. La mue 4 a lieu au même niveau, site définitif du parasite, le bol alimentaire ne contenant que quelques rares spécimens.

L'absence de toute L3 dans le foie de H1 à J15, la présence de L3 dans les gros vaisseaux pulmonaires et dans les alvéoles dès H8 suggèrent, lors de l'infestation par voie cutanée, une migration vers le poumon par voie lymphatique *via* le canal thoracique, la veine cave inférieure et le cœur droit. L'hypothèse d'une migration par voie lymphatique avec régurgitation des larves par l'œsophage *via* la trachée paraît donc vraisemblable. Cependant, la présence de L3 dans le mésentère péristomacal et dans le liquide thoraco-abdominal permet d'envisager une migration directe des larves par les lymphatiques du mésentère et la traversée de la paroi digestive.

La migration des larves par voie lymphatique avec régurgitation des larves par l'œsophage *via* la trachée paraît donc vraisemblable. Cependant, la présence de L3 dans le mésentère péristomacal et dans le liquide thoraco-abdominal permet d'envisager une migration directe des larves par les lymphatiques du mésentère et la traversée de la paroi digestive.

Migrations larvaires après infestation buccale

A H1, toutes les larves observées ont mué et sont des L3. Elles pénètrent immédiatement au fond des cryptes de la muqueuse gastrique mais restent dans la lumière digestive et ne pénètrent pas l'épithélium. La population des L3 présentes dans les cryptes par rapport à celles présentes en surface passe de 25 % à H8 et à H12 à 100 % vers

PLANCHE I

A : Site d'inoculation sous-cutanée à H1 : réaction inflammatoire aiguë avec infiltration de polynucléaires neutrophiles, œdème (☆) circonscrivant l'exuvie (★).

B : H8 : arrivée de la L3 (→) dans l'artère pulmonaire; (*) : alvéole pulmonaire.

C : H24 : L3 (→) dans la cavité péritonéale, libres ou entourées par des infiltrats inflammatoires riches en polynucléaires neutrophiles (*); L : cavité péritonéale; M : revêtement mésothélial recouvrant la séreuse gastrique.

D : H24 : La pénétration des L3 (→) dans la lumière (L) des cryptes de la muqueuse gastrique ne s'accompagne pas de réaction inflammatoire. Ech. : 100 µm.

H24. Le rapport reste stable jusqu'à H48 où il s'inverse. A partir de J5, plus aucune larve n'est observée dans les cryptes de la muqueuse gastrique.

A l'exception de deux Cobayes dont les poumons contenaient à H8 3 L3 chez le premier et 1 L3 chez le second (nous l'interprétons comme un passage accidentel au cours de l'infestation), aucune larve n'a été trouvée dans un autre organe, ou en train de traverser la paroi stomacale. Les images histologiques montrent que la larve pénètre dans la lumière des glandes digestives sans léser les cellules de la paroi et ne traverse pas cette couche cellulaire. Elle reste dans la lumière gastrique.

LÉSIONS PROVOQUÉES PAR LES MIGRATIONS LARVAIRES

A H1, au niveau du site d'inoculation sous-cutanée, le derme présente une réaction inflammatoire aiguë, avec œdème, vasodilatation et infiltration de polynucléaires neutrophiles (*Pl. I, A*). A H8, des larves sont observées dans la lumière de l'artère pulmonaire (*Pl. I, B*). L'apparition de L3 dans les alvéoles pulmonaires s'accompagne de larges plages d'alvéolite hémorragique. A H24, apparition dans le poumon et dans la peau de lésions inflammatoires subaiguës contenant des polynucléaires plus ou moins altérés, mêlés à des lymphocytes et des histiocytes. Ces lésions, souvent nodulaires, s'organisent autour des larves, et s'observent encore à J3 dans les poumons.

Les larves observées à H24 dans le mésentère stomacal semblent, soit libres dans la cavité péritonéale (*Pl. I, C*), soit circonscrites par des infiltrats inflammatoires nodulaires au niveau de la séreuse gastrique. Sur le versant muqueux de l'estomac, la localisation intracryptique des larves, ne s'accompagne pas de réaction inflammatoire (*Pl. I, D*).

DISCUSSION

Les cycles biologiques des Trichostrongyloïdes suivent deux voies distinctes :

1 — Infestation du Vertébré par voie cutanée. C'est le cycle primitif qui dérive de celui des Ancylostomatoidea (Chabaud, 1955) : la larve, drainée par voie lymphatique ou sanguine, arrive de façon plus ou moins passive dans le poumon, puis parvient au tube digestif par régurgitation (trachée, œsophage). Ce cycle s'est conservé chez les animaux carnivores ou polyphages qui sont plus ou moins sédentaires ou qui possèdent un terrier.

2 — Infestation du Vertébré par voie buccale. Le cycle précédent, par voie cutanée, est mal adapté à la transmission aux animaux herbivores qui ont un territoire généralement plus vaste. Ces hôtes ont de meilleures chances de contamination par voie buccale, grâce à la grande quantité de végétaux qu'ils ingèrent.

Ces deux voies constituent donc une dichotomie essentielle dans l'évolution biologique de ces Nématodes.

Dans la grande famille des Trichostrongylidae, ou tout du moins dans la lignée Libyostrongylinae-Cooperiinae (Durette-Desset et Chabaud, 1977), les deux genres les plus primitifs sont *Libyostrongylus* et *Paralibyostrongylus*.

Dès 1915, Theiler et Robertson ont montré que, chez l'Autruche, l'infestation par *Libyostrongylus* se faisait par voie buccale et que la larve infestante effectuait sa mue directement dans le proventricule. Pour *Paralibyostrongylus*, le cycle décrit ci-dessus est particulièrement intéressant pour deux raisons :

a — double possibilité d'infestation par voie cutanée et par voie buccale qui va permettre la dichotomie du cycle biologique des Trichostrongles ;

b — migration qui aboutit rapidement dans les deux cas, quelle que soit la voie d'entrée, à l'arrivée des larves infestantes dans l'estomac.

La migration transitoire au 4^e jour dans les cryptes glandulaires paraît inexplicable si l'on n'admet pas une nécessité métabolique, héritée d'ancêtres qui effectuaient la 3^e mue dans les tissus. Dans le cas de *Paralibyostrongylus*, la larve reste dans la lumière digestive, sans traverser l'épithélium et sans créer aucune lésion. On peut supposer que c'est cette particularité qui a permis l'adaptation de la lignée à la pénétration par voie buccale et en conséquence l'extraordinaire réussite évolutive de ce groupe chez les Herbivores.

Remerciements. — Nous exprimons notre vive reconnaissance au Dr Ch. ROUSSILLON qui nous a procuré plusieurs Athérures.

RÉFÉRENCES

- Chabaud A. : Essai d'interprétation phylétique des cycles évolutifs chez les Nématodes parasites de Vertébrés. *Ann. Parasitol. Hum. Comp.*, 1955, 30, 83-126.
- 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.*, 1987, 62, 577-589.
- Durette-Desset M.-C., Chabaud A. : Essai de classification des Nématodes Trichostrongyloidea. *Ann. Parasitol. Hum. Comp.*, 1977, 52, 539-558.
- Harada Y., Mori O. : A new method for culturing hookworms. *Yonago Acta Med.*, 1955, 1, 177-179.
- Lane C. : Some Strongylata. *Parasitology*, 1923, 15, 348-365.
- Langeron M. : Précis de Microscopie. Masson, Paris, 1949, 991 p.
- Lepage G. : The second ecdysis of infectious nematoda larvae. *Parasitology*, 1935, 27, 186-206.
- Puylaert F. : L'Athérure, hôte naturel de *Paralibyostrongylus hebre-nicutus* (Lane, 1923). Considérations sur les genres *Libyostrongylus* et *Paralibyostrongylus* (Nématodes). *Bull. Mus. nat. Hist. nat.*, Paris, 2^e sér., 1967, 38, 921-927.
- Theiler A., Robertson W. : Investigations into the life-history of the wire-worm in ostriches. *Thirs and fourth reports, Director Vet. Res. Dept. Agr. Union S. Africa (Nov. 1915)*, Pretoria, 1916, 291-345.