



HAL
open science

VALEUR DES CARACTÈRES BIOLOGIQUES POUR LA SYSTÉMATIQUE DES NÉMATODES SPIRURIDES

Alain G Chabaud

► **To cite this version:**

Alain G Chabaud. VALEUR DES CARACTÈRES BIOLOGIQUES POUR LA SYSTÉMATIQUE DES NÉMATODES SPIRURIDES. *Vie et Milieu*, 1954, 5 (3), pp.299-309. hal-02572739

HAL Id: hal-02572739

<https://hal.sorbonne-universite.fr/hal-02572739v1>

Submitted on 13 May 2020

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

VALEUR DES CARACTÈRES BIOLOGIQUES POUR LA SYSTÉMATIQUE DES NÉMATODES SPIRURIDES

par Alain G. CHABAUD (1)

La base systématique de ce travail a été publiée précédemment dans les *Annales de Parasitologie* (XXIX, 1954, 1-2, p. 42-88; 3, p. 206-249; 4, sous presse). Dans ces quelques pages après avoir brièvement résumé les cycles évolutifs qui ont fait l'objet de notre travail, nous cherchons à mettre en évidence les éléments les plus caractéristiques dans la morphologie et dans la biologie larvaire pour obtenir une sériation des espèces basée uniquement sur la biologie. Nous comparons ensuite la sériation des espèces ainsi obtenue avec les classifications actuelles basées au contraire exclusivement sur la morphologie de l'adulte.

Bien que ces classifications soient construites sur des principes totalement différents, nous pouvons constater, à quelques rares exceptions près, une coïncidence extraordinairement précise avec une des classifications actuellement proposées (celle de CHITWOOD et WEHR). Après quelques corrections de détail, nous obtenons donc un système qui semble très cohérent et qui permet une phylogénie d'une précision rare pour un groupe où il n'y a pas de fossiles.

I. — CYCLES ÉVOLUTIFS ÉTUDIÉS

Quelques groupes de Nématodes ont une biologie comparable à celle des Spirurides, et nous avons été amenés à étudier ainsi un *Ascaroides*, une larve de Métastrongylide et une Filaire.

1° *Subulura bolivari* (Lopez-Neyra 1922) de la Chevêche au Maroc. Dès 1939, ALICATA avait élucidé le cycle d'une espèce proche : *Subu-*

(1) Manuscrit remis le 1^{er} septembre 1954.

lura brumpti et avait eu la surprise de voir que cet Ascaride évoluait exactement comme un Spiruride. Les œufs ingérés par un Coléoptère éclosent dans l'intestin et les larves s'encapsulent dans la cavité générale pour y subir deux mues jusqu'au 3^e stade larvaire infestant pour le Vertébré. Chez *S. bolivari*, nous avons retrouvé exactement la même évolution chez quelques espèces de Ténébrionides. La petite larve subsphérique est extrêmement proche de celle de *S. brumpti* et ne s'en distingue guère que par la place du pore excréteur. Les différences entre les espèces ne commencent à devenir sensibles que chez l'hôte définitif, au début du 4^e stade larvaire.

Il apparaît donc que le cycle de *S. brumpti* n'est pas exceptionnel, mais qu'il correspond probablement à l'évolution normale de tous les Subulures.

CUCKLER et ALICATA proposent de considérer les Subulures comme une forme de passage entre Ascarides et Spirurides. Nous ne pensons pas que cette hypothèse puisse être retenue. Il y a bien chez quelques Subulures une ébauche de symétrie d'ordre 2 dans les lèvres qui rappelle les Spirurides, mais cela ne se trouve que chez quelques formes très spécialisées de Subulures (*Hoplodontophorus*) et nous croyons donc qu'il s'agit là d'une fin de phylum. L'hétéroxénie qui est acquise de façon fondamentale chez les Spirurides se trouve au contraire réalisée tout à fait en fin de phylum chez les *Ascaridina*. Les convergences biologiques ont donc été beaucoup plus marquées que les convergences morphologiques qui sont à peine ébauchées.

2^o Nous retrouvons un phénomène comparable chez les *Strongylina*. Nous comparons une larve de Métastrongylide avec des larves du groupe des *Vogeloidinæ* trouvées en réencapsulation chez différents Mammifères ou Reptiles. Les *Vogeloidinæ* forment une sous-famille vivant dans le poumon des Carnivores qui ont des caractères intermédiaires entre les *Strongylina* et les *Spirurida*. DOUGHERTY en fait des *Strongylina*, nous-mêmes avec BIOCCA des *Spirurida* et SKRJABIN en fait des formes de passage et admet que tous les Spirurides sont issus de ce groupe. Cette dernière hypothèse nous paraît difficile à défendre, car on voit mal un groupe, aussi fortement spécialisé, et réparti exclusivement dans le poumon des Carnivores, comme pouvant être à l'origine de l'immense groupe des Spirurides réparti chez tous les Vertébrés, depuis les Sélaciens jusqu'aux Primates.

Les éléments larvaires confirment la grande analogie des *Vogeloidinæ* et des Métastrongylides car les deux sortes de larves sont proches, mais nous retrouvons cependant les éléments caractéristiques soit des Spirurides soit des Strongylides dans l'œsophage et dans les papilles céphaliques, ce qui nous semble confirmer notre point de vue sur la place des *Vogeloidinæ* parmi les Spirurides. Donc, ici encore, nous rejettons toute idée de filiation directe; nous croyons que les Métastrongylides et les *Vogeloi-*

dinae se ressemblent parce qu'ils ont le même mode de vie dans le tissu pulmonaire, et cette fois les convergences portent non seulement sur la biologie hétéroxène, mais encore sur la morphologie de l'adulte.

Les espèces suivantes entrent indiscutablement dans le cadre des Spirurides.

3° *Physocephalus theodoridesi* trouvé à Banyuls chez *Trox perlatus* appartient certainement à une espèce nouvelle, encore inconnue à l'état adulte. Les larves de l'espèce proche *P. sexalatus* ont une fréquence extraordinaire chez les Coléoptères et il n'est pas étonnant que les larves soient découvertes avant l'adulte.

4° Il en est de même pour *Ascarops joliveti* récolté chez *Hegeter tristis* aux îles Canaries. La larve est proche de celle d'*A. strongylina* mais la structure céphalique est plus évoluée et se rapproche plus de celle des *Ascarops* adulte.

5° Le cycle de *Streptopharagus kutassi* (Schulz 1927) a été élucidé de façon accidentelle en disséquant des Pimélies provenant de Mauritanie qui étaient conservées au Vivarium du Jardin des Plantes à Paris. Elles contenaient des larves de *Streptopharagus* qui ont pu être déterminées quelques mois plus tard par comparaison avec une espèce fréquente chez les Mériens perses. La contamination des Insectes s'est expliquée très facilement lorsque l'on a su qu'à l'époque où vivaient les Pimélies, des Mériens Iraniens avaient été envoyés au Vivarium.

6° Dans un travail antérieur, en collaboration avec DESPORTES et CAMPANA, nous avons été amenés à supposer qu'une espèce de *Gongylo-*nème décrite par SCHULZ et mise en synonymie par l'auteur lui-même devait être rétablie et qu'elle évoluait chez un *Blaps*. Les déterminations larvaires des espèces proches faites par SEURAT étaient rectifiées. Nous avons pu cette fois reprendre le travail de façon directe et le confirmer expérimentalement. Il existe chez les Muridés de France, d'Iran et de Russie un Nématode dont l'adulte est à peu près identique au *Gongylo-**nema neoplasticum* Fibiger et Ditlevsen 1914, mais dont la larve a une biologie et une morphologie absolument différentes. C'est le premier exemple d'un tel phénomène chez les Nématodes parasites.

7° Envisageons maintenant le cycle d'un *Spirura* parasite de Hérisson au Maroc, que nous sommes amenés à isoler de l'espèce parasite du Chat dans une variété distincte. Ce cycle qui s'effectue chez différents Ténébrionides est remarquable par le fait que le 3^e stade larvaire, au lieu d'entrer en diapause chez l'Insecte, comme cela est habituel, continue à croître. Ce que SEURAT désignait comme 4^e stade larvaire est en réalité la fin du 2^e stade. Chez l'hôte définitif la larve mue une seule fois et c'est donc le 4^e stade larvaire qui est sexué.

La loi des quatre mues de MAUPAS est un phénomène qui paraît extrêmement général et jusqu'à maintenant les évolutions à 3 mues qui

ont été publiées se sont révélées être fausses : les études ultérieures ont toujours montré l'existence d'une 4^e mue qui avait échappé pour des raisons diverses. Nous ne pensons pas avoir commis à notre tour cette erreur, car contrairement aux cas précédents, l'évolution du *Spirura* est franchement atypique à cause de la croissance du 3^e stade chez l'Insecte.

Pourquoi contrairement à la règle n'y a-t-il pas de diapause du 3^e stade larvaire ? Pour chercher à résoudre ce problème, nous devons, comme toujours, en rechercher l'origine chez les Nématodes libres et revenir aux travaux de MAUPAS. Cet auteur en effet a su montrer tout l'intérêt du 3^e stade larvaire. Lorsque les Nématodes libres du groupe des *Rhabditis* sont soumis à des circonstances défavorables, ils meurent à l'exception du 3^e stade, qui, enfermé dans la mue du 2^e stade, est une forme de résistance. MAUPAS a rapidement compris toute la valeur du phénomène, et l'on sait maintenant que chez les Nématodes parasites, ce sont toujours des larves du 3^e stade qui sont infestantes. Chez les Spirurides, la dépouille du 2^e stade est remplacée par une réaction des tissus de l'hôte intermédiaire qui forment une capsule et jouent le même rôle. Donc la larve de Spiruride, en diapause au 3^e stade, correspond exactement à la larve du nématode libre enkysté dans la 2^e mue. MAUPAS montre également que la seule cause déterminante de l'enkystement est la disette d'aliments.

Si nous revenons à nos Spirurides et si nous faisons une revue de la littérature, nous voyons qu'un petit nombre d'espèces échappe à la diapause du 3^e stade. Chez des formes aquatiques qui ne sont pas encapsulées, on a décrit parfois des larves de Nématodes devenant adultes chez l'hôte intermédiaire. On peut constater que toutes les espèces qui rompent la diapause chez l'Arthropode sont des espèces qui ont un encapsulement tardif ou nul et qui conservent une riche alimentation à leur portée. Dans le cas habituel, au contraire, la larve du 2^e stade a consommé les substances alimentaires incluses dans la capsule et sa diapause est stricte.

Or, chez notre *Spirura*, le seul élément qui différencie le stade jeune de celui d'un autre Spiruride est précisément l'état réactionnel de l'hôte. Les capsules sont très importantes, ont une double paroi, et contiennent une quantité anormalement grande de substance à la portée des larves.

Il semble donc bien, en conclusion, que l'évolution atypique du *Spirura* soit liée à une réaction hyperplasique des tissus de l'Insecte parasité qui offre une alimentation plus abondante à la larve. Le raccourcissement du cycle pourrait être ainsi interprété comme une adaptation à la rupture de la diapause larvaire chez l'Insecte.

8° Le cycle de l'Habronème *Sicarius dipterum* (Popowa 1927) parasite de la Huppe à Banyuls s'effectue chez différents Ténébrionides suivant un rythme assez lent et ne montre aucun élément qui le rapproche du cycle très spécialisé des *Habronema* parasites d'Équidés.

9° En même temps que le cycle de *Sicarius* l'évolution d'un autre Habronème parasite de la Huppe, *Hadjelia truncata* (Creplin 1825), a été réalisée chez les mêmes Coléoptères. Ce cycle précise la place des *Hadjelia* parmi les Habronèmes et non parmi les *Schistorophinae* qui sont beaucoup plus spécialisés et montre la réduction, de 8 papilles céphaliques chez la larve, à quatre papilles chez l'adulte.

Nous décrivons ensuite une série de larves qu'il n'est pas possible de déterminer spécifiquement et qui ne nous donnent donc pas la clef d'un cycle évolutif, mais qui paraissent intéressantes à différents titres :

10° *Habronema* sp. chez *Pimelia echidna* Fairm. de Taroudan (Maroc) montre la formation tardive des pseudo-lèvres autour d'une bouche hexagonale;

11° *Agamospirura* sp. n° 1 chez *Pimelia tristis* Haag. du Maroc paraît aussi pouvoir être rattaché aux Habronèmes;

12° *Agamospirura* sp. n° 2 d'un *Scaurus sticticus* Germ. de Banyuls semble facile à rattacher à la forme adulte correspondante lorsque celle-ci sera découverte;

13° *Agamospirura* sp. n° 3 des *Akis elegans* Charp. de Casablanca est remarquable par sa localisation : c'est un parasite des cellules de l'épithélium intestinal et non de la cavité générale et il n'évolue que sur une zone très limitée à la limite entre intestin moyen et intestin postérieur. Il s'agit certainement d'une larve d'*Acuariidae* sur laquelle on peut voir l'existence d'un cycle de papilles céphaliques internes inconnues chez les adultes.

14° Le *Synhimantus spinulatus* Chabaud et Campana 1949 parasite du Garde-Bœuf *Bubulcus ibis* (L. 1758) évolue chez deux espèces d'Ostracodes. Le cycle est remarquable par son extrême rapidité : treize jours chez l'hôte intermédiaire et cycle complet en vingt-huit jours. Les larves des troisième et quatrième stades revêtent comme nous le verrons plus bas les caractères des genres voisins plus primitifs.

15° et 16° Parmi les Physaloptères nous décrivons deux larves trouvées l'une chez *Bufo mauritanicus* au Maroc et l'autre chez *Tentyria mucronata* à Banyuls qui ont une dentition caractéristique et seront facilement rattachées à la forme adulte lorsqu'elle sera connue.

17° Une larve de Physaloptère trouvée par J. THÉODORIDÈS chez *Morica planata* correspond morphologiquement au parasite des Primates et de l'homme décrit sous le nom d'*Abbreviata caucasica* (Linstow 1902). Le bien fondé de la détermination paraît être confirmé par le fait que la *Morica* a été récoltée au Maroc sur la route d'Ifrane à Azrou à un des seuls endroits où le singe marocain *Macacus sylvanus* reste abondant.

18° L'étude morphologique du cycle évolutif de la Filaire du Mérion *Dipetalonema blanci* Chabaud 1952, élucidé en collaboration avec BALTAZARD et MINOU présente plusieurs éléments curieux.

La spécificité de l'hôte intermédiaire, tout d'abord, semble avoir un grand intérêt écologique : les hôtes intermédiaires actuellement connus sont les deux tiques vivant dans les terriers du Mérion : l'*Ornithodoros tartakovski* Olenov et un Rhipicéphale encore indéterminé. Ce sont deux tiques très éloignées l'une de l'autre zoologiquement et il devient extraordinaire de constater que l'évolution de la Filaire est bloquée chez d'autres Ornithodores tels que l'*O. erraticus* qui sont pourtant très proches zoologiquement d'un des vecteurs naturels. Tout se passe comme s'il y avait eu, à l'origine, une spécificité large permettant le développement de la Filaire chez toutes les Tiques du terrier, et comme si cette spécificité s'était fixée au cours de l'évolution et était devenue stricte.

Le cycle de la Filaire paraît également intéressant par le fait qu'il montre un mélange de caractères primitifs et de caractères spécialisés.

Parmi les éléments qui paraissent marquer une forte spécialisation nous pouvons citer :

le développement s'effectuant en partie dans les muscles de l'Ornithodore;

une évolution abrégée, nullement comparable à celle du *Spirura*, car ici le stade sexué est réellement l'adulte, mais l'une des mues se trouve escamotée puisque les dépouilles des premier et deuxième stades sont expulsées en même temps, au moment où la larve devient infestante;

l'inoculation au Mérion se fait par passage direct des Filaires à travers les pièces buccales de l'Ornithodore.

D'autres éléments au contraire sont très primitifs et rappellent l'évolution des Spirurides : l'évolution chez l'hôte intermédiaire est lente (22 jours à 28°); il y a une absence totale de stade en saucisse.

II. — ÉLÉMENTS DE CLASSIFICATION BIOLOGIQUE ET COMPARAISON AVEC LA CLASSIFICATION MORPHOLOGIQUE DE CHITWOOD ET WEHR

Les caractères larvaires paraissent avoir une importance, spécialement grande dans la systématique des Spirurides car de nombreux éléments montrent que l'adaptation à l'hôte intermédiaire est une acquisition récente dans l'évolution du groupe. L'hôte définitif est l'élément primitif du cycle et l'hôte intermédiaire se surajoute dans l'évolution. Il n'est donc pas étonnant *a priori* que ce soit l'adaptation à l'hôte intermédiaire

qui nous donne des renseignements plus précis et plus denses que l'adaptation à l'hôte définitif perdue dans des origines lointaines et qui n'a pu que laisser des indications fragmentaires sur l'évolution du phénomène.

Les caractères biologiques vont nous donner des renseignements phylétiques par deux voies très différentes : d'une part par la morphologie larvaire et d'autre part par les caractères du cycle.

A. — MORPHOLOGIE LARVAIRE

SEURAT distingue chez les larves les organes adaptatifs et les organes phylétiques.

Les organes adaptatifs fournissent naturellement peu de données sur la place zoologique des espèces, à l'exception pourtant des cordons céphaliques des *Acuariinae* qui donnent un très bel exemple d'Ortho-

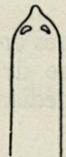
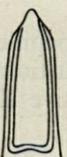
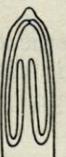
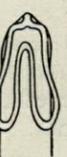
| | Paracuaria | Acuaria | Echinuria | Dispharynx | Synhimantus | Cosmocephalus |
|------------------|---|---|---|---|---|---|
| |  |  |  |  |  |  |
| D. spiralis | | 3 ^e 4 ^e S | | Ad. | | |
| S. laticeps | | 3 ^e S | | | 4 ^e S Ad. | |
| S. robertdolfusi | | 3 ^e S | | | Ad. | |
| S. spinulatus | 3 ^e S | | 4 ^e S | | Ad. | |
| C. obvelatus | | | | | 4 ^e S | Ad. |

Fig. 1. — Chez les *Acuariinae*, les larves des espèces spécialisées revêtent la morphologie des adultes d'espèces plus primitive. De gauche à droite, les schémas de la ligne supérieure indiquent la morphologie des cordons céphaliques, en allant des genres les plus primitifs aux genres les plus évolués. Au-dessous, cinq exemples indiquent que les stades jeunes de différents genres prennent la morphologie de genres plus primitifs. Par exemple, le *S. spinulatus* a, au troisième stade (3^e S.), le type *Paracuaria*, au quatrième stade (4^e S.), le type *Echinuria*, et ne prend ses cordons définitifs qu'au stade adulte (Ad.). (D'après A. CHABAUD, 1954.)

genèse. L'étude morphologique de la sous-famille montre que les formes les plus primitives ont des cordons simples et que l'évolution s'accompagne d'une complication progressive des cordons. Les espèces sont donc réparties en un certain nombre de genres d'après la complexité croissante

des cordons. Or SEURAT a montré que la larve du *Synhimantus laticeps* (Rud. 1819) revêtait au troisième stade larvaire le type du genre plus primitif *Acuaria*. Nous apportons une série assez complète de cette orthogénèse (fig. 1). Nous voyons par exemple que le *Synhimantus spinulatus* prend successivement le type *Paracuaria*, puis un type à cordons simples et anastomosés qu'on retrouve sous une forme évoluée dans le genre *Echinuria* et enfin le type *Synhimantus*.

Les organes phylétiques vont nous donner des exemples moins frappants mais qui ont en réalité une plus grande importance, car nous allons voir qu'ils confirment de façon presque schématique les hypothèses formulées par CHITWOOD et WEHR.

a) En ce qui concerne les lèvres, ces auteurs admettent que les lèvres dorsales et ventrales sont primitives et que les lèvres latérales n'apparaissent que secondairement (pseudo-lèvres).

Sur la tête de l'*Habronema* sp. (fig. 2) nous assistons précisément à la formation de deux bourrelets latéraux qui portent les papilles du cycle interne, alors que la bouche hexagonale primitive est encore parfaitement visible.

b) En ce qui concerne les papilles céphaliques on sait que CHITWOOD et WEHR postulent une disparition progressive des papilles du cycle interne et une fusion progressive des latéro-médianes avec les médio-médianes.

Sur l'extrémité céphalique du troisième stade larvaire d'*Hadjelia truncata* (fig. 3), nous voyons 8 papilles sur le cycle externe qui se réduisent à 4 chez l'adulte.

Sur *Agamospirura* sp. n° 3 les 6 papilles du cycle interne sont parfaitement marquées (fig. 4) alors qu'elles n'apparaissent jamais chez les *Acuariidae* adultes.

B. — LES CARACTÈRES DU CYCLE.

Les caractères purement biologiques d'un cycle peuvent, par leur caractère primitif ou spécialisé, donner des indications sur la place zoologique du parasite.

1° L'allure des métamorphoses tout d'abord est un premier élément de classification : on pourrait parler d'évolution primitive pauvo-métabole où chaque stade larvaire marque une étape progressive vers l'organisation de l'adulte. Chez les formes très spécialisées, au contraire, les formes larvaires varient largement, prennent des formes globuleuses et l'organisation interne est tardive. Il est donc possible déjà de faire une sériation approximative, mais nous devons noter tout de suite une exception :

les Physaloptères, considérés habituellement comme très spécialisés, ont une croissance pauro-métabole. Les larves du 3^e stade ressemblent remarquablement aux adultes.

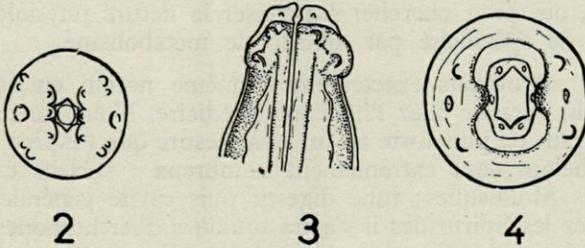


Fig. 2. — *Habronema* sp. Larve du 3^e stade. Extrémité céphalique, vue apicale. (D'après A. CHABAUD, 1954).

Fig. 3. — *Hadjelia truncata*. Vue dorsale de la tête du 3^e stade larvaire. (D'après A. CHABAUD, 1954).

Fig. 4. — *Agamospirura* sp. n° 3. Extrémité céphalique, vue apicale. (D'après A. CHABAUD, 1954.)

2° La nature zoologique de l'hôte intermédiaire va nous donner des indications plus précises. A quel type de spécificité parasitaire pouvons-nous rattacher les larves de Spirurides ?

Il est bien certain, d'après ce que nous avons vu sur le caractère récent de l'adaptation, que nous ne trouverons aucune trace de spécificité phylogénique. Tout entre dans le cadre de la spécificité éthologique, la nature de l'hôte intermédiaire ne dépend pas essentiellement de sa place zoologique, mais plutôt des rapports qu'il contracte avec le Nématode en cause.

Pourtant lorsque le Nématode se spécialise, il n'évolue pas chez n'importe quel hôte et sa spécificité tout en restant éthologique, peut devenir assez étroite : par exemple la Filaire du Mériion qui évolue chez deux tiques zoologiquement éloignées qui vivent dans le terrier et qui pourtant refuse d'évoluer chez certains Ornithodores zoologiquement très proches du vecteur naturel. Nous proposons pour désigner ce phénomène le terme de spécificité écologique : dans le cadre de la spécificité éthologique, l'évolution semble s'être fixée et la spécificité parasitaire est devenue très stricte.

Enfin, la notion qui nous paraît s'imposer en faisant l'analyse de la spécificité chez les larves de Spirurides et en cherchant ce qui détermine la nature de l'hôte, dans le cadre de ces spécificités éthologiques et écologiques est celle de la séclusion.

Nous pouvons remarquer que, de façon constante, un Nématode intestinal peu spécialisé va évoluer soit dans le milieu extérieur soit chez un Invertébré qui l'éloigne peu du milieu extérieur. Au contraire les

formes spécialisées, plus ou moins profondément adaptées à la vie tissulaire au stade adulte, comme les Spirurides et surtout les Filaires vont évoluer chez un Invertébré de plus en plus indépendant du milieu extérieur. C'est ce que nous pouvons désigner sous le terme de spécificité de séclusion, ou, pour chercher à préciser la nature physiologique du phénomène, de spécificité par affinité de métabolisme.

3° Nous retrouvons exactement la même notion en étudiant la localisation du parasite chez l'hôte intermédiaire. Nous constatons une séclusion de plus en plus forte au fur et à mesure que l'espèce se spécialise. Les échelons sont extrêmement nombreux : surface externe du tégument des Mollusques; tube digestif puis cavité générale des vers de terre. Chez les Spirurides il s'agira toujours d'Arthropodes, mais ce sera une évolution s'effectuant d'abord dans la cavité générale avec encapsulement, puis dans la cavité générale sans encapsulement, puis dans un organe particulier (Epithelium intestinal, cellule du corps gras, tube de Malpighi). Enfin la dernière étape de l'évolution paraît être le développement dans les muscles alaires des Diptères.

La localisation chez l'hôte intermédiaire, aussi bien que la nature de celui-ci conduisent donc à la même conclusion : le Nématode spécialisé évolue dans un milieu à séclusion forte, dont le métabolisme est élevé.

Ces considérations restent fatalement un peu vagues, car nous pouvons dire que le métabolisme d'un Mollusque est plus faible que celui d'un Diptère, ou que les tissus conjonctifs sont moins actifs que les muscles thoraciques, mais ce sont des comparaisons très approximatives, d'autant plus que le chiffre du métabolisme basal n'est très probablement qu'un des éléments du problème.

Nous avons heureusement une façon très simple d'aborder le problème sous une autre face et cette fois de façon parfaitement objective : c'est la vitesse du développement chez l'hôte intermédiaire.

Il est facile en effet d'admettre que l'espèce primitive à séclusion faible et à métabolisme lent aura une durée de maturation longue. Donc, très simplement, en sériant les espèces suivant le temps qu'elles mettent pour devenir infestantes chez l'hôte intermédiaire, nous devons avoir une indication précise sur leur place zoologique respective.

Il apparaît d'emblée qu'une telle sériation, faite avec toutes les espèces dont le cycle a été élucidé, concorde presque schématiquement avec la classification de CHITWOOD et WEHR : nous retrouvons exactement les sous-familles à leur place respective, et à l'intérieur d'un groupe, les genres sont sériés comme CHITWOOD et WEHR le laissent prévoir. Cela nous paraît donc une confirmation précise à la fois de la classification de ces auteurs et des hypothèses que nous venons de formuler.

Il y a pourtant un certain nombre d'exceptions.

Dans le cas d'un Nématode primitif évoluant chez un hôte intermédiaire dont l'existence est brève, il est évident que la maturation lente

que laisse prévoir la place zoologique du parasite est incompatible avec toute chance de conservation. On constate alors un grand nombre d'adaptations qui aboutissent toutes au même résultat : une maturation complémentaire en dehors de l'hôte intermédiaire. Citons les larves infestantes dès le 2^e stade larvaire; le développement primitif dans l'utérus de la femelle ou dans l'œuf qui font que le 2^e stade se forme immédiatement chez l'hôte intermédiaire (parfois même, la première mue peut avoir lieu dans l'œuf). Dans d'autres cas enfin la maturation complémentaire s'effectue chez un 2^e hôte intermédiaire qui est devenu obligatoire.

Il nous reste pourtant un petit nombre d'exceptions vraies pour lesquelles il y a discordance entre la morphologie et la biologie.

Dans le premier cas, c'est la biologie qui doit céder le pas. Les Habronèmes et les Thélazies du bétail sont indiscutablement, du point de vue morphologique, des Nématodes primitifs et ils ont pourtant une biologie d'un type spécialisé. Il y a eu là une spécialisation biologique qui n'a entraîné aucune répercussion sur la morphologie de l'adulte.

Dans le deuxième cas au contraire, nous croyons que la biologie donne une indication phylogénique plus précise : les Physaloptères, que CHITWOOD et WEHR considèrent comme des Spirurides très spécialisés, ont une biologie d'un type relativement primitif. Il s'agit d'un groupe qui, sous un type uniforme, a une répartition extraordinairement large depuis les Sélaciens jusqu'aux Primates et à l'Homme. Nous croyons donc qu'il y a là un phylum archaïque séparé très précocement des autres Spirurides et nous l'avons isolé dans une nouvelle superfamille indépendante : les *Physalopteroidea*.

Une autre notion particulière qui semble découler de la confrontation entre morphologie et biologie est que le groupe des Filaires est profondément polyphylétique. Nous y voyons parfois dans un même genre tous les intermédiaires entre Spirurides et Filaires très spécialisées. La morphologie est trop pauvre pour que l'on puisse faire une phylogénie très satisfaisante, mais on a l'impression que les Filaires groupent un grand nombre de phylums indépendants issus de différents Spirurides à des époques variées.

Nous constatons en tous cas, que les divergences entre les éléments phylétiques fournis par la biologie et ceux fournis par la morphologie des adultes sont extrêmement rares chez les Spirurides et cela nous paraît donner une grande valeur aux classifications du type de celle de CHITWOOD et WEHR basées presque exclusivement sur l'appareil sensoriel céphalique (équivalent chez les Nématodes des Trichobothries des Insectes).