

F 260 C1 [Ex. 2]



MÉMOIRES
DU MUSÉUM
NATIONAL
D'HISTOIRE
NATURELLE

ZOOLOGIE

TOME 141
1988

Jean-Pierre HUGOT

*Les Nématodes Syphaciinae,
parasites de Rongeurs
et de Lagomorphes*

TAXONOMIE
ZOOGÉOGRAPHIE
ÉVOLUTION



MÉMOIRES DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

Directeur de la publication : Philippe BOUCHET

Rédacteurs (Editors) : P. BOUCHET, A. DUBOIS, C. ERARD

Secrétariat : Bernadette CHARLES

Conception graphique : Alain DEFILIPPI

Rédaction : 57, rue Cuvier

75005 Paris

Les Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle publient des travaux originaux majeurs (100 pages et plus) dans les domaines suivants : Zoologie (série A), Botanique (série B), Sciences de la Terre (série C). Les auteurs sont invités, pour toutes les questions éditoriales, à prendre contact avec le directeur de la publication.

Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle publishes major original contributions (100 pages and over) in three different series : Zoology (série A), Botany (série B), Earth Sciences (série C). Prospective authors should contact the Editor. Manuscripts in French and English will be considered.

Vente en France
(uniquement)

Éditions du Muséum

Lionel GAUTHIER

38, rue Geoffroy St-Hilaire
75005 Paris

Tél. : (1) 43-31-71-24

Telex MUSNAHN 202641 F

CCP : 9062-62 Y Paris

Sales Office
(France excluded)

E. J. Brill

P.O. Box 9000

2300 PA Leiden
The Netherlands

Tel. : (071) 312624

Telex 39296 brill nl

Fax. (071) 317532

Parution et prix irréguliers. Les ordres permanents d'achat et les commandes de volumes séparés sont reçus par le service de vente. Catalogue sur demande. Une liste des derniers titres parus figure en page 3 de couverture.

Volumes are published at irregular intervals, and at irregular prices. Standing orders and orders for single volumes should be directed to the Sales Offices. Free price list and catalogue on request. Recently published memoirs are listed on page 3 of the cover.

The Muséum national d'Histoire naturelle also publishes a Bulletin.

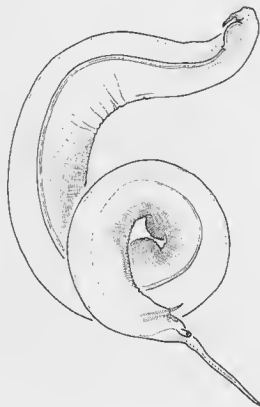
Bibliothèque Centrale Muséum



3 3001 00132123 0

*Les Nématodes Syphaciinae, parasites
de Rongeurs et de Lagomorphes*

TAXONOMIE. ZOOGÉOGRAPHIE. ÉVOLUTION



ISBN : 2-85653-157-1

ISSN : 0078-9747

© Éditions du Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, 1988.

R.2002

MÉMOIRES DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

SÉRIE A
ZOOLOGIE
TOME 141

Jean-Pierre HUGOT

Muséum national d'histoire naturelle,
Laboratoire de Zoologie, Vers
CNRS UR 1142
61, rue Buffon
75005 Paris.

*Les Nématodes Syphaciinae, parasites
de Rongeurs et de Lagomorphes*



TAXONOMIE. ZOOGÉOGRAPHIE. ÉVOLUTION



ÉDITIONS
DU MUSÉUM
PARIS

1988

SOMMAIRE

	Pages
RÉSUMÉ	13
EXTENDED ABSTRACT	15
INTRODUCTION	21
GÉNÉRALITÉS	23
ESPÈCES ÉTUDIÉES	23
SYSTÉMATIQUE	23
TERMINOLOGIE	26
ANATOMIQUE	26
TAXONOMIQUE	26
BIOLOGIE	27
PARTICULARITÉS DES OXYURIDA	27
Cycle monoxène	27
Alimentation microphage	27
Haplodiploïdie	27
Brièveté de la vie des mâles	27
CONSÉQUENCES SUR L'ÉVOLUTION	28
Spécialisations morphologiques	28
Ponte agglomérée	28
Stabilité du génome	30
Insémination traumatique	30
RELATIONS AVEC LES HÔTES	31
PARTICULARITÉS DU CYCLE ET SÉCLUSION	31
STRATÉGIE DE SURINFESTATION	31
CÆCOTROPHIE ET OXYUROSE	31
CONSÉQUENCES	31
PRINCIPES DE L'ANALYSE MORPHOLOGIQUE	32
CHOIX D'UNE MÉTHODE	32
DISCUSSION	32
DESCRIPTION DE LA MÉTHODE	33
ÉTUDE DES CARACTÈRES MORPHOLOGIQUES	33
Caractères utilisés	33
Évolution des caractères morphologiques	34

TAXONOMIE NUMÉRIQUE ET ZOOGÉOGRAPHIE	35
Programmes utilisés	35
Rappels concernant l'analyse des données	35
Utilisation du codage additif	35
Définition des taxons	36
ANALYSE CLADISTIQUE. ÉVOLUTION COMPARÉE DES SYPHACIINAE ET DE LEURS HÔTES	36
Choix des caractères utilisés	36
Construction des cladogrammes	37
Évolution	37
ÉTUDE DES CARACTÈRES MORPHOLOGIQUES	39
CARACTÈRES QUALITATIFS	39
CARACTÈRES CÉPHALIQUES	39
Plateau céphalique	39
Ouverture buccale et formations cuticulaires péribuccales	39
Cavité buccale et dents œsophagiennes	43
Renforcements chitinoïdes associés à la cuticule buccale	43
Terminaisons nerveuses céphaliques	43
ÉVOLUTION DES CARACTÈRES CÉPHALIQUES CHEZ LES SYPHACIINAE	43
DIFFÉRENCIATIONS CUTICULAIRES	45
Ailes latérales	45
Ailes cervicales	48
Plis céphaliques	48
Autres différenciations	48
ORGANES GÉNITAUX MÂLES	48
Papilles génitales	48
Ouverture cloacale	52
Pointe caudale	52
Ballasts	52
Spicule	52
Gubernaculum	52
Area rugosa	52
ORGANES GÉNITAUX FEMELLES	60
ŒUFS	60
CARACTÈRES QUANTITATIFS	60
CARACTÈRES UTILISÉS	60
Longueur relative de l'œsophage	60
Longueur relative de la pointe caudale chez les mâles	63
Longueur relative du spicule et du gubernaculum	63
Rapport de la largeur à la longueur de l'œuf	63
LISTES DES VARIABLES	63
Mâles	63
Femelles	64

TAXONOMIE NUMÉRIQUE ET ZOOGÉOGRAPHIE.....	65
PRÉSENTATION DES RÉSULTATS.....	65
UTILISATION DES INDICES COR et CTR	65
Indice COR	66
Indice CTR	66
TABLEAUX	66
DIAGRAMMES.....	71
RÉSULTATS DE L'ANALYSE DES DONNÉES	71
ANALYSE DU NUAGE DES POINTS « VARIABLES ».....	71
Définition de l'axe 1	73
Définition de l'axe 2	73
ANALYSE DU NUAGE DES POINTS « ESPÈCES ».....	76
INTERPRÉTATION DES RÉSULTATS.....	76
CLASSIFICATION ASCENDANTE HIÉRARCHIQUE.....	77
LA TRIBU DES HILGERTIINI N. TR.	77
LE GENRE <i>HILGERTIA</i> QUENTIN, 1973.....	77
Distribution	77
Résultats de l'étude morphologique.....	81
Paléogéographie des hôtes	81
Discussion de la répartition.....	82
Évolution	82
LES GENRES <i>HETEROMYOXYURIS</i> QUENTIN, 1973 ET <i>RAUSCHTINERIA</i> HUGOT, 1980.....	82
Distribution	82
Résultats de l'étude morphologique.....	83
Paléogéographie des hôtes	83
Évolution	83
CONCLUSIONS SUR LES HILGERTIINI	84
LA TRIBU DES PASSALURINI N. TR.	84
LE GENRE <i>PASSALURUS</i> DUJARDIN, 1845.....	84
Distribution	84
Résultats de l'étude morphologique.....	85
Paléogéographie des hôtes	85
Discussion de la répartition.....	85
Évolution	85
CONCLUSIONS SUR LES PASSALURINI	86
LA TRIBU DES ACANTHOXYURINI SCHULTZ. 1948	86
DISTRIBUTION.....	86
Le genre <i>Acanthoxyurus</i> Sandground, 1928	86
Le genre <i>Idiuxyuris</i> n. gen.	86
Le genre <i>Zenoxyuris</i> Quentin, 1974.....	86
Le genre <i>Petronema</i> Hugot, 1983.....	86

RÉSULTATS DE L'ÉTUDE MORPHOLOGIQUE	87
Le genre <i>Acanthoxyurus</i>	87
Le genre <i>Petronema</i>	89
Les genres <i>Zenkoxyuris</i> et <i>Idinoxyuris</i>	89
DISCUSSION DES RÉSULTATS DE L'ÉTUDE MORPHOLOGIQUE	90
PALÉOGÉOGRAPHIE DES HÔTES	90
Les Anomaluridae	90
Les Thyronomyidae	91
DISCUSSION DE LA RÉPARTITION DU GENRE <i>ACANTHOXYURUS</i>	92
ÉVOLUTION	93
Le genre <i>Acanthoxyurus</i>	93
Les genres <i>Zenkoxyuris</i> et <i>Idinoxyuris</i>	93
Le genre <i>Petronema</i>	93
CONCLUSIONS SUR LES ACANTHOXYURINI	93
LA TRIBU DES PROTOZOOPHAGINI N. TR.	94
DISTRIBUTION	94
Le genre <i>Protozoophaga</i> Travassos, 1923	94
Le genre <i>Wellcomia</i> Sambon, 1907	94
Le genre <i>Helminthoxyys</i> Freitas, Lent & Almeida, 1937	95
RÉSULTATS DE L'ÉTUDE MORPHOLOGIQUE	97
Les genres <i>Protozoophaga</i> et <i>Wellcomia</i>	97
Le genre <i>Helminthoxyys</i>	98
DISCUSSION DES RÉSULTATS DE L'ÉTUDE MORPHOLOGIQUE	99
PALÉOGÉOGRAPHIE DES HÔTES	99
Les Hystricognathes	99
Les Hystricidae	99
Les Erethizontidae	99
Les Dinomyidae	100
Les autres Caviomorpha	100
DISCUSSION DE LA RÉPARTITION DU GENRE <i>WELLCOMIA</i>	100
Les parasites de Pedetidae	100
Les parasites d'Hystricidae et d'Erethizontidae	100
Le parasite de Dinomyidae	101
DISCUSSION DE LA RÉPARTITION DU GENRE <i>PROTOZOOPHAGA</i>	101
DISCUSSION DE LA RÉPARTITION DU GENRE <i>HELMINTHOXYYS</i>	101
ÉVOLUTION	102
CONCLUSIONS SUR LES PROTOZOOPHAGINI	102
LA TRIBU DES SYPHACINI RAILLIET, 1916	102
DISTRIBUTION	102
Le genre <i>Sypharista</i> Quentin, 1970	102
Le genre <i>Syphatineria</i> Chabaud & Biocca, 1955	103

Le genre <i>Syphabulea</i> Gubanov, 1964	109
Le genre <i>Syphacia</i> Seurat, 1916	109
RÉSULTATS DE L'ÉTUDE MORPHOLOGIQUE	110
Les Syphaciini	110
Le genre <i>Sypharista</i>	112
Le genre <i>Syphatineria</i>	113
Le genre <i>Syphabulea</i>	113
Le genre <i>Syphacia</i>	113
PALÉOGÉOGRAPHIE DES HÔTES	114
Les Sciuroidea	114
Les Muroidea	115
Les Cricetidae	115
Les Nesomyidae	115
Les Arvicolidae	115
Les Muridae	115
DISCUSSION DE LA RÉPARTITION ET ÉVOLUTION	116
Le genre <i>Sypharista</i>	116
Le genre <i>Syphatineria</i>	116
Le genre <i>Syphabulea</i>	116
Le genre <i>Syphacia</i>	117
DISCUSSION DE L'ORIGINE DES SYPHACIINI	118
CONCLUSIONS SUR LES SYPHACIINI	118
ANALYSE CLADISTIQUE. ÉVOLUTION COMPARÉE DES SYPHACIINAE ET DE LEURS HÔTES	119
HYPOTHÈSES PHYLOGÉNÉTIQUES	119
ANALYSE CLADISTIQUE	119
CONSTRUCTION DES CLADOGRAMMES	119
Représentation des caractères	119
Représentation des taxons	121
DESCRIPTION DES CLADOGRAMMES	121
Cladogrammes A, B et C	121
Cladogramme D	121
Cladogramme E	121
HYPOTHÈSES CONCERNANT L'ÉVOLUTION DES RONGEURS ET DES LAGOMORPHES	123
LE CONCEPT DE GLIRES	123
BASES MORPHOLOGIQUES DE LA CLASSIFICATION INFRA-ORDINALE	124
ORIGINE ET DISPERSION DES RONGEURS	124
Les Ischyromyoidea	124
Les Ctenodactyloidea	124
Les Hystriognathes	125
RÉCAPITULATION DES PRINCIPALES HYPOTHÈSES	126

ÉVOLUTION COMPARÉE DES HÔTES ET DES PARASITES	126
CONSTRUCTION DES DENDROGRAMMES	126
DISCUSSION	127
Concordances entre les dendrogrammes n° 2 et n° 3	127
Discordances entre les dendrogrammes n° 2 et n° 3	127
CHRONOLOGIE	129
PALÉOCÈNE	129
ÉOCÈNE	129
Éocène inférieur	129
Éocène supérieur	130
OLIGOCÈNE	130
Les Protozoophagini	130
Les Syphaciini	130
Les Acanthoxyurini	130
MIOCÈNE	130
Le genre <i>Syphacia</i>	130
Les genres <i>Syphatineria</i> et <i>Syphabulea</i>	130
PLIOCÈNE À ACTUEL	131
CONCLUSION	133
SYSTÉMATIQUE	133
MODIFICATIONS APPORTÉES À LA CLASSIFICATION ANCIENNE	133
NOUVELLE CLASSIFICATION	133
PARTICULARITÉS ÉVOLUTIVES DES OXYURIDA SYPHACHINAE	134
LES SYPHACIINAE « MARQUEURS » DE L'ÉVOLUTION	135
LE CAS DES GLIRES	135
Discussion du scénario n° 1	135
Discussion du scénario n° 2	135
Conclusion	136
LE CAS DES HYSTRICOGNATHES	136
LES SCIUROIDEA ET LES MUROIDEA	137
CONCLUSION GÉNÉRALE	137
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES	139
INDEX SYSTÉMATIQUE	145
ANNEXE	149

RÉSUMÉ

HUGOT, J.-P., 1988.11.18. LES NÉMATODES SYPHACIINAE, PARASITES DE RONGEURS ET DE LAGOMORPHES. Taxonomie. Zoogéographie. Évolution. *Mém. Mus. nat. Hist. nat.*, (A), 141 : 1-153. Paris. ISBN 2-85653-157-1.

La classification des Syphaciinae, Nématodes Oxyurida parasites spécifiques de Rongeurs et de Lagomorphes, est révisée en prenant pour base l'étude morphologique de cent-une espèces décrites ou redécrites dans une série de travaux préliminaires. Deux méthodes sont utilisées successivement : la méthode statistique, qui permet de construire des classifications dites « phénétiques », et la méthode cladistique qui permet de construire des classifications dites « phylogénétiques ». La nouvelle classification proposée est basée principalement sur les résultats de l'étude morphologique, mais cherche à intégrer les informations disponibles concernant la biologie, la biogéographie et l'histoire évolutive des hôtes.

Les résultats de l'analyse phénétique, confirmés par l'étude détaillée des facteurs zoogéographiques :

1°, permettent de regrouper les espèces étudiées en quinze genres eux-mêmes rassemblés dans cinq tribus ;
2°, montrent : — (i) que les subdivisions systématiques ainsi définies correspondent à autant de petites lignées évolutives ayant développé des dispositions anatomiques homologues à partir des mêmes structures primitives, — (ii) qu'à chacune de ces petites lignées correspond un groupe d'hôtes particulier, — (iii) que la répartition actuelle de ces parasites chez leurs hôtes spécifiques peut dans la plupart des cas être interprétée comme le résultat d'une longue co-évolution.

Les résultats de l'analyse cladistique confirment ceux de l'analyse phénétique et permettent de considérer comme probables les propositions suivantes :

1°, les Syphaciinae pris dans leur ensemble peuvent être interprétés comme un groupe monophylétique ;
2°, chacune des principales subdivisions de la sous-famille peut également être interprétée comme un groupe monophylétique ;
3°, l'apparition et la différenciation des Syphaciinae ont pu être contemporaines de la radiation et de la dispersion de leurs hôtes spécifiques.

Les corrélations particulièrement étroites que l'on peut mettre en évidence entre l'évolution des Syphaciinae et celle des Mammifères qui les hébergent permettent d'essayer d'utiliser ces parasites comme des témoins ou des « marqueurs » de l'histoire de leurs

hôtes et, en particulier, d'apporter ainsi des arguments : — 1°, à l'hypothèse de la monophylie des Glires (Rongeurs + Lagomorphes) ; — 2°, à l'hypothèse de la monophylie des Rongeurs Hystricognathes (Phiomorpha + Caviomorpha).

Modifications de la classification

1°, les quatre genres qui constituaient la sous-famille sont rassemblés dans la tribu des Syphaciini Railliet, 1916 : genre type, *Syphacia* Seurat, 1916 ; autres genres : *Siphiristu* Quentin, 1970 — *Syphatineria* Chabaud & Biocca, 1955 — *Syphambica* Gubanov, 1964.

2°, onze autres genres sont inclus dans la sous-famille et distribués dans quatre tribus :

— les Hilgertiini n. tr. : genre type, *Hilgertia* Quentin, 1973 ; autres genres : *Heteromoxxyuris* Quentin, 1973 — *Rauschthyrin* Hugot, 1980.

— les Passalurni n. tr. : genre type, *Passalurnus* Dujardin, 1845.

— les Acanthoxyurini Schulz, 1948 : genre type, *Acanthoxyurus* Sandground, 1928 ; autres genres : *Idioxxyuris* n. gen. — *Zenakoxyuris* Quentin, 1974 — *Petransua* Hugot, 1983.

— les Protozoophagini n. tr. : genre type, *Protozoophaga* Travassos, 1923 ; autres genres : *Wellmanni* Sambon, 1907 — *Behninthoxyis* Freitas, Lent & Almeida, 1937.

3°, le genre *Orythanthoxyis* Quentin, Courtin & Fontecilla, 1975 est mis en synonymie avec le genre *Behninthoxyis* Freitas, Lent & Almeida, 1937.

4°, le sous-genre *Petroneina* Hugot, 1983 est retiré du genre *Acanthoxyurus* Sandground, 1928.

5°, le genre *hluoxyuris* n. gen. est créé : espèce type *Idmoxxyuris* *quentini* Hugot, 1982 b [= *Zenakoxyuris* *quentini* Hugot, 1982 b].

6°, deux nouveaux sous-genres sont créés dans le genre *Syphacia* Seurat, 1916 : le sous-genre *Seurotoxxyuris* n. s.g., espèce type *Syphacia* *palungii* Ouyang, 1971 — le sous-genre *Crivetoxyuris* n. s.g., espèce type *Syphacia* *okunensis* Hugot & Quentin, 1985.

EXTENDED ABSTRACT

HUGOT, J.-P., 1988.11.18. LES NÉMATODÉS SYPHACIINAE, PARASITES DE RONGEURS ET DE LAGOMORPHES. Taxonomie, Zoogéographie, Évolution. *Mem. Mus. nat. Hist. nat.*, (A), **141** : 1-153. Paris ISBN 2-85653-157-1.

The Syphaciinae (*Nematoda, Oxyuroidea*) parasitic on Rodents and Lagomorpha. Taxonomy, Zoogeography, Evolution.

INTRODUCTION

Two different methods were used to analyze the systematics of the Syphaciinae, a parasitic group of pinworms specific of the Rodents and Lagomorpha. Numerical and cladistic methods were used to construct both "phenetic" and "phylogenetic" classifications, respectively.

The classification finally proposed is based on the results of the morphological study of the parasites, but also takes in consideration all available data concerning the biology, the biogeography and the phylogeny of the hosts. The Oxyurida have developed original biologically distinctive features. Although their cycle is monoxenous, the passage of their larval stages through the outside environment is sometimes so

much reduced that it may be regarded as potentially non-existing. The result is that, during evolution, host "captures" were rather less frequent than in other parasitic groups. The Syphaciinae had a peculiar success with their specific hosts : they are parasitic on nineteen families and eighty genera of the Rodentia one family and four genera of the Lagomorpha. Palaeontological and paleogeographical data concerning these two host groups therefore provide some relevant comparisons when one tries to interpret the results of the morphological analysis of the parasites. Vice versa evidence can occasionally be obtained through the analysis of the parasites to support hypothesis concerning evolution of the hosts.

MATERIAL AND METHOD

One hundred and one species of pinworms parasitic on Rodents and Lagomorpha were studied. Morphological characters were divided into "variables", and coded (using binary coding) according to the presence (1), or absence (0), of attributes.

A "phenetic" classification was first constructed through a statistical evaluation of the similarity between the taxa for each character, using the statistical programs of the Benzecri's data analysis (ADDAD bookcase). Successive trials with the Benzecri's data analysis produced several patterns regrouping species into classes (Benzecri's ascending hierarchical classification). Each class was associated with an assembly of variables and the associations were studied using the factor analysis.

Subsequently the validity of these groups of variables was tested by comparison with the results of a phylogenetic interpretation of the evolution of the morphological characters, and by comparison with the zoogeographical factors (palaeontology, geographical distribution, systematic and ecology of the hosts). This later phase resulted in the clustering of the fifteen genera into five tribes.

A final analysis was conducted in order to study the possible phylogenetic connections between the five tribes. Several cladograms were built and compared with the current hypothesis concerning the early evolution of the Rodents and Lagomorpha.

RESULTS

P., the Syphaciinae considered as a monophyletic group.

The results of the detailed study of the morphological characteristics of the new systematic subdivisions, suggest that they may fit within many small evolution-

ary lineages which developed homologous anatomical features from the same primitive structures. The Syphaciinae are interpreted as a monophyletic group from which evolutionary branches were successively isolated in association with particular hosts groups.

2'. *chronology of evolution of the Syphacinae.*

An attempt was made to reconstruct the main stages of the evolution of the Syphacinae in relation to all data concerning the paleogeography of their hosts. When morphological study did not furnish sufficient data to justify one hypothesis in preference of another, it was admitted that very close relations have existed between the Syphacinae and their hosts since the beginning of their respective radiations.

Paleocene. The Syphacinae colonized the common ancestors of the Glira in Asia. Two principal branches became apparent: — One in the Lagomorpha from which the Passalurini were derived, — one which realized a most impressive diversification within the Rodentia.

Lower Eocene. The Syphacinae parasitic in rodents began to disperse. Three main groups can be distinguished: — a Southern-Thethysian group from which the Protozoophagini parasitic on Hystriognathous Rodents were derived, — a Northern-Thethysian group from which the Syphacini and the Acanthoxyurini differentiated and a few relictual forms belonging to the Hilgertiini parasitic on the Ctenodactylidae Rodents, — a Northern-American group belonging to the Hilgertiini, with a few relict forms remaining in the Scuridae and Heteromyidae Rodents

Upper Eocene. The Protozoophagini evolved with the Phiomorpha and reached Africa. The Syphacini

began their differentiation with the Muroidea of Asia. The Acanthoxyurini entered Africa with the Anomaluroidea: a capture by a Phiomorpha led to a small lineage still represented by the genus *Petronema*.

Oligocene. During this period appeared most of the present genera which form three main groups. — The Protozoophagini present in South America in the Caviomorpha. — The Syphacini, which were going to evolve concurrently in the Cricetidae and the Scuridae in Asia. — Acanthoxyurini which evolved in Africa with their specific hosts, the Anomaluridae.

Miocene. Connections between Africa and Eurasia were re-established and allowed two important radiations of the Syphacini: — One with the Muroidea invading the Palearctic and Ethiopian regions and reaching Australia, — another radiating with the Scuridae in the arboreal forms both in the Ethiopian and the Eastern regions.

Pliocene to present. Two events stood out during this period: — the concurrent appearance of the Quaternary glaciations and vicariances both in the Syphacini parasitic in Scuridae in the Sunda islands, and in the Acanthoxyurini parasitic in Anomaluridae in the Ethiopian rain-forest, the crossing of the Bering strait by the Syphacini parasitic in Arvicolidae and Scuridae.

SYSTEMATICS

SUB-FAMILY SYPHACHINAE RAILLIET, 1916

Tribe Syphacini Ratlliet, 1916 — type genus: *Syphacia* Seurat, 1916

genus *Syphacia* Seurat, 1916

- * subgenus *Syphacia* Seurat, 1916
- type species: *S. obvelata* (Rudolphi, 1802)
- * subgenus *Seuratoxyuris* n.s.g.
- type species: *S. pahangi* Ôw-Yang, 1971
- * subgenus *Cricetoxuris* n.s.g.
- type species: *S. akuensis* Hugot & Quentin, 1985

genus *Syphatineria* Chabaud & Biocca, 1955

- * subgenus *Syphatineria* Chabaud & Biocca, 1955
- type species: *S. pallaryi* (Seurat, 1915)
- * subgenus *Africanoxys* Hugot, 1981
- type species: *S. adami* (Quentin, 1971)
- * subgenus *Quentienora* Hugot, 1981
- type species: *S. funambuli* (Johnson, 1967)
- * subgenus *Orientoxys* Hugot, 1981
- type species: *S. owirangi* (Quentin & Krishna-samy, 1975)

genus *Sypharista* Quentin, 1970

- * subgenus *Sypharista* Quentin, 1970
- type species: *S. kamegali* Quentin, 1970

* subgenus *Petauxyuris* Hugot, 1985

type species: *S. iridentata* Quentin & Krishna-samy, 1975

* subgenus *Quentinema* Hugot, 1985

type species: *S. callasciuri* (Quentin, 1977)

genus *Syphabulea* Gubanov, 1964

type species: *S. sobolevi* Gubanov, 1964

Tribe Hilgertiini n. tr. — type genus: *Hilgertia* Quentin, 1973

genus *Hilgertia* Quentin, 1973

type species: *H. hilgerti* (Seurat, 1915)

genus *Heteromyoxys* Quentin, 1973

type species: *H. deserti* (Read & Milleman, 1953)

genus *Rauschtineria* Hugot, 1980

type species: *R. cielli* (Tiner & Rausch, 1950)

Tribe Passalurini n. tr. — type genus: *Passalurus* Dujardin, 1845

genus *Passalurus* Dujardin, 1845

type species: *P. ambiguus* (Rudolphi, 1819)

Tribe Acanthoxyurini Schulz, 1948 — type genus *Acanthoxyurus* Sandground, 1928.

genus *Acanthoxyurus* Sandground, 1928

type species : *A. anomaluri* Sandground, 1928

genus *Idiooxyuris* n. gen.

type species : *I. quentini* (Hugot, 1982)

genus *Zenooxyuris* Quentin, 1974

type species : *Z. mabokensis* Quentin, 1974

genus *Petraema* Hugot, 1983

type species : *P. shorridgei* (Mönnig, 1931)

Tribe Protozoophagini n. tr. — type genus : *Protozoophaga* Travassos, 1923

genus *Protozoophaga* Travassos, 1923

type species : *P. obesa* (Diesing, 1851)

genus *Welltonia* Sambon, 1907

type species : *W. mitchelli* Sambon, 1907

genus *Helminthoxys* Freitas, Lent et Almeida, 1937

type species : *H. caudatus* Freitas, Lent & Almeida, 1937

CONCLUSION

Distinctive features in the evolution of the Syphaciinae :

Evolutionary patterns observed among the Syphaciinae as well as in other groups of Phasmidian Nematodes parasitic on Vertebrates :

— The growth and diversification of a parasitic group was associated with the colonization of free ecological niches created during a period of rapid host radiation or dispersal,

— adaptation to the host did not produce evolutionary change (anagenetic evolution), or else, only by simple and short ranged speciations as isolations happen in the host's populations (allopatric speciation).

Evolutionary patterns not observed among other Phasmidian groups :

— The host captures which elsewhere play a fundamental role, only weakly affected the evolution of the Syphaciinae ; in this sub-family the captures were few and occurred in the same host family ; the evolutionary change which resulted was of weak amplitude,

— the distribution of the Syphaciinae among their specific hosts appears closely related with the pattern of the phylogeny of the hosts.

This originality in speciation among the Syphaciinae is a result of particularities in their biological cycle. Although these parasites are monoxenous, the adaptation to hosts which acquired " caecotrophy " (physiological reingestion of the caecal content), allowed the infestive larvae to suppress, almost completely, their passage through the outside environment.

Methodological choices.

The two methods which were successively used in this study have their own advantages, disadvantages and limitations. The very important congruence which can be observed between the new classification obtained here and the older classification, indicates that neither refutes the other. Rather, they can be viewed as two essential and complementary approaches to the same problem. In any case, they remain the two principal tools available for the systematist, and because of their unlikeliness it seems desirable that both be used concurrently.

Whatever the properties of the different methods of phenotypic analysis, the results appear frequently as a multiplicity of arrangements, each of which is equally probable from a logical view point, but contradicting each other. Only a knowledge of biological mechanisms can allow us to limit the range of the choices.

« *Filum ariadnenum est Systema, sine quo chaos est Historia naturalis* » Linné, *Philosophia Botanica*.

« J'ai toujours pensé que le secret de la formation des espèces est dans leur morphologie, que les formes animales sont un langage hiéroglyphique dont on n'a pas la clef, et que l'explication du passé est tout entière dans des faits que nous avons sous les yeux, sans savoir les lire. Un jour viendra où la zoologie sera historique, c'est-à-dire où, au lieu de se borner à décrire la faune existante, elle cherchera à découvrir comment cette faune est arrivée à l'état où nous la voyons. Il se peut que les hypothèses de Darwin à ce sujet soient un jour jugées insuffisantes ou inexactes, mais sans contredit, elles sont dans la voie de la grande explication du monde et de la vraie philosophie ».

ERNEST RENAN : « *Lettre à Monsieur Berthelot* »
parue dans la *Revue des Deux-Mondes* le
15 octobre 1863.

INTRODUCTION

La révision de la classification des Syphaciinae, un groupe d'Oxyuroidea parasites spécifiques de Rongeurs et de Lagomorphes, permet d'utiliser parallèlement et de comparer les résultats obtenus à l'aide de chacune des deux principales méthodes qui sont actuellement à la disposition des systématiciens : la méthode statistique, qui permet de construire des classifications dites « phénétiques », et la méthode cladistique qui permet de construire des classifications dites « phylogénétiques ». Chacune des deux méthodes possède des limites qui lui sont propres et l'on a cherché ici à les utiliser, en fonction des nécessités imposées par la pratique, comme les étapes successives et complémentaires de la même démarche : par conséquent sans *a priori* théorique.

La nouvelle classification proposée est basée principalement sur les résultats de l'étude morphologique, mais cherche à intégrer les informations disponibles concernant la biologie, la biogéographie et l'histoire évolutive des hôtes. En effet les Oxyuroidea Syphaciinae ont développé des particularités biologiques originales qui, bien que leur cycle soit monoxène, rendent le passage de leurs stades infestants dans le milieu extérieur parfois si réduit qu'on peut le considérer comme inexistant. Au cours de l'évolution de ces parasites les phénomènes de capture étaient donc moins probables que dans d'autres groupes et

l'on peut s'attendre à observer des corrélations particulièrement étroites entre leur histoire et celle de leurs hôtes. Les données paléontologiques et paléogéographiques concernant les Rongeurs et les Lagomorphes peuvent donc fournir des éléments de comparaison lorsqu'on essaye d'interpréter les résultats de l'étude morphologique de leurs parasites en terme d'évolution.

Réciproquement on peut espérer, dans certains cas, apporter grâce à l'étude des parasites des arguments à l'appui de telle hypothèse encore incertaine, concernant l'évolution de leurs hôtes. Aussi avons-nous cherché également à définir les relations phylétiques possibles entre les principales subdivisions de la sous-famille lorsque l'on considère celle-ci comme un groupe monophylétique*. Les résultats obtenus ont ensuite été comparés aux hypothèses actuelles concernant l'évolution initiale des Rongeurs et des Lagomorphes.

Les documents relatifs à l'analyse des données, qui ne peuvent être reproduits *in extenso* dans le présent Mémoire en raison de leur volume, sont déposés et peuvent être consultés au Laboratoire de Zoologie (Vers), 61, rue Buffon, Paris 75231 cedex 05, où ils sont enregistrés sous le n° N 15 833. La partie informatique de ce travail a été réalisée au CIM (Centre Informatique du Muséum).

* Ici et dans tout ce qui suit ce terme est entendu au sens de Hennig, c'est-à-dire qu'un groupe est considéré comme monophylétique s'il comprend l'espèce ancestrale de ce groupe et tous ses descendants.

GÉNÉRALITÉS

ESPÈCES ÉTUDIÉES

Nous avons retenu pour ce travail cent-une espèces d'oxyures parasites de Rongeurs ou de Lagomorphes. Dans leur très grande majorité ces espèces ont été décrites ou redécrites dans une série de travaux préliminaires dans lesquels on trouvera les références des spécimens qui ont été étudiés (voir QUENTIN & QUENTIN *et al.* : 1966 à 1975 et HUGOT ou HUGOT *et al.* : 1980 à 1985).

Sur le tableau I est donné pour chacune de ces espèces : — dans la première colonne un sigle de quatre lettres qui sert à la désigner sur les figures, les diagrammes et les tableaux, dans la deuxième colonne son nom scientifique compte tenu des modifications de la nomenclature introduites en conclusion au présent travail, — dans la troisième colonne le nom scientifique de son hôte principal, mis à jour selon HONACKI *et al.*

(1982), dans la quatrième colonne la (ou les) localité(s) géographique(s) où les hôtes et les parasites ont été collectés.

Pour neuf de ces espèces, désignées dans le tableau I par un astérisque, les spécimens de l'un des sexes n'ont pu être décrits. Aucune de ces espèces ne figure par conséquent dans les résultats de l'analyse des données pour laquelle nous avons utilisé l'ensemble des caractères (mâles et femelles). Il est toutefois tenu compte de ces espèces dans la discussion des résultats. Enfin une dizaine d'espèces appartenant très probablement aux Syphaciinae, mais dont les descriptions sont insuffisantes et le matériel type inaccessible, ont été écartées. Ces espèces sont signalées au chapitre « Taxonomie numérique », dans chacun des paragraphes : distribution.

SYSTÉMATIQUE

Les Oxyuroidea sont des Nématodes Phasmiens. Longtemps rattachés aux Ascaridida ils sont maintenant classés dans un ordre particulier : les Oxyurida. On considère (CHABAUD, 1974), que les Oxyurida se sont adaptés au parasitisme très anciennement et directement à partir des ancêtres communs à tous les Phasmiens : les Nématodes Rhabditida libres. Ils comprennent une super-famille, les Oxyuroidea Cobbold, 1864 et quatre familles : — les Thelastomidae Travassos, 1929 parasites d'Arthropodes, — les Pharyngodonidae Travassos, 1919

parasites de Vertébrés inférieurs et exceptionnellement de Mammifères, — les Heteroxyneematidae Skrjabin & Schikhobalova, 1948 parasites de Mammifères et exceptionnellement d'Oiseaux, — les Oxyuridae Cobbold, 1864 parasites de Mammifères.

Les Syphaciinae Railliet, 1916 appartiennent aux Oxyurida. Dans un travail préliminaire (HUGOT, 1981) nous avons donné une nouvelle définition de cette sous-famille qui comprenait alors quatre genres : [Syphacia Seurat, 1916 — Sypharista Quentin, 1970 — Syphatineria Cha-

TABLEAU I. Liste des espèces étudiées.

Voir explications dans le texte. Les espèces sont énumérées par ordre alphabétique du nom de genre et, à l'intérieur de chaque genre, par ordre alphabétique du nom d'espèce. Lorsqu'une espèce a été collectée chez des hôtes différents de son hôte principal, la liste de ces hôtes et les lieux de collecte sont énumérés dans le sous-chapitre « distribution » correspondant du chapitre « Taxonomie numérique ».

ANAC	<i>Acanthoxyrus ananthes</i> Hugot, 1985	<i>Anomahirus derbianus</i> (Gray)	Côte d'Ivoire
ANOM	<i>Acanthoxyrus ananthes</i> Sandground, 1928	<i>Anomahirus derbianus</i> (Gray)	Angola, Tanzanie
BLEC	<i>Acanthoxyrus becrofti</i> Hugot, 1985	<i>Anomahirus becrofti</i> Fraser	Gabon, Togo
*CORO	<i>Acanthoxyrus coronati</i> Quentin, 1974	<i>Anomahirus derbianus</i> (Gray)	Côte d'Ivoire
*HUNK	<i>Acanthoxyrus hunkyeri</i> Quentin, 1974	<i>Anomahirus pek</i> (Temminck)	Côte d'Ivoire
GRUB	<i>Acanthoxyrus obtusa</i> (Baylis, 1936)	<i>Anomahirus derbianus</i> (Gray)	Nigeria
VINC	<i>Acanthoxyrus vincenti</i> Quentin, 1974	<i>Anomahirus derbianus</i> (Gray)	Cameroun
CAUD	<i>Helminthoxys vandus</i> Freitas, Lent & Almeida, 1937	<i>Mermavia australis</i> (Goulletty)	Argentine
FRLE	<i>Helminthoxys freitasi</i> Quentin, 1969	<i>Thricebanus apervidus</i> Lund	Bresil
GAGA	<i>Helminthoxys gigantea</i> (Quentin, Courtin & Fontecilla, 1975)	<i>Oxindus elegans</i> (Molina)	Chili
PUJO	<i>Helminthoxys pujali</i> Quentin, 1973	<i>Muraena mura</i> (Thomas)	Bolivie
QUIN	<i>Helminthoxys quentini</i> Barus, 1972	<i>Capronius piliferus</i> (Say)	Cuba
TD-L	<i>Helminthoxys thalphiola</i> (Vigueiras, 1943)	<i>Capronius perhensis</i> Popcking	Cuba
URIC	<i>Helminthoxys urichi</i> Cameron & Reesal, 1951	<i>Dasyneura agoni</i> (L.)	Trinidad, Guyane
VELL	<i>Helminthoxys vellyi</i> Parra Ormeno, 1953	<i>Lagidius peruvianus</i> Meyer	Bolivie
DESE	<i>Heteromyxus deserti</i> (Read & Milleman, 1953)	<i>Diplosaxys</i> spp	Nevada, Californie
LONG	<i>Heteromyxus longyearti</i> (Hannum, 1934)	<i>Pterogathus</i> spp	Nevada, Californie
III G	<i>Hilgeria hilgeri</i> (Seurat, 1915)	<i>Chynactybus guthi</i> (Rothman)	Algérie
SEUR	<i>Hilgeria seurati</i> Hugot, 1982	<i>Pterimitor speksi</i> Blyth	Ethiopie
QUET	<i>Idiaxys quentini</i> (Hugot, 1982)	<i>Ithrus utroctis</i> Miller	Côte d'Ivoire
AMBI	<i>Passalus ambiguus</i> (Rudolph, 1819)	<i>Oryctolagus cuniculus</i> (L.)	paléarctique
NONA	<i>Passalus numidicus</i> Skinker, 1931	<i>Sylvestagus floridus</i> (J. A. Allen)	néarctique
SIOR	<i>Petrusia shortadgii</i> (Mönnig, 1931)	<i>Petrusia typicus</i> A. Smith	Namibie
OBIS	<i>Pentuzophaga abesi</i> (Diesing, 1851)	<i>Hylrochaeris hylrochaeris</i> (L.)	Venezuela
CITE	<i>Rauschneria ritelli</i> (Tiner & Rausch, 1950)	<i>Speroniphis</i> spp	néarctique
EUTA	<i>Rauschneria eutami</i> (Tiner, 1948)	<i>Euminius</i> spp	néarctique
COLE	<i>Syphalinea coli</i> Quentin & Krishnasamy, 1975	<i>Hylotropes nigripes</i> Thomas	Palawan
CRIT	<i>Syphalinea critesi</i> Quentin & Krishnasamy, 1975	<i>Hylotropes nigripes</i> Thomas	Palawan
MAGA	<i>Syphalinea magnispicula</i> (Schmidt & Kuntz, 1968)	<i>Hylotropes nigripes</i> Thomas	Palawan
MAGO	<i>Syphalinea magnispiculoides</i> Quentin & Krishnasamy, 1975	<i>Hylotropes lephisi</i> Horsfield	Bornéo
MASF	<i>Syphalinea mazzesi</i> Hugot, 1981	<i>Tumiascirtus halsbanus</i> (Erxleben)	Oregon
SARA	<i>Syphalinea saravakensis</i> Quentin & Krishnasamy, 1975	<i>Hylotropes lephisi</i> Horsfield	Bornéo
SCHM	<i>Syphalinea schmitti</i> Quentin & Krishnasamy, 1975	<i>Hylotropes lephisi</i> Horsfield	Ouest-Malaisie
THOM	<i>Syphalinea thompsoni</i> (Price, 1928)	<i>Glanisus indus</i> (L.)	Virginie, Floride
ALAT	<i>Siphacia alata</i> Quentin, 1968	<i>Balanus lasinus</i> (Lund)	Bresil
ARCT	<i>Siphacia arctica</i> Tiner & Rausch, 1950	<i>Dicranus gracilissimus</i> Traill	Alaska
BRAC	<i>Siphacia brachyurata</i> Quentin & Desset, 1974	<i>Brachyuratus brachyuratus</i> (Bartlett)	Madagascar
CRIC	<i>Siphacia criceti</i> Quentin, 1969	<i>Oryzomyia subflava</i> (Wagner)	Bresil
DARW	<i>Siphacia darwini</i> Hugot & Quentin, 1985	<i>Melanimys ferrugineus</i> (Gould)	Australie
EMBL	<i>Siphacia emblemanni</i> Chabaud, Rausch & Desset, 1963	<i>Aradomyia viridipes</i> (L.)	Japon
IVAG	<i>Siphacia evgenyevi</i> Hugot & Quentin, 1985	<i>Oryzomyia</i> sp	Bresil
FRID	<i>Siphacia frederici</i> Roman, 1945	<i>Aradomyia</i> spp	paléarctique
LOPH	<i>Siphacia lophuronyx</i> Quentin, 1966	<i>Lophuronyx lakaru</i> (Temminck)	PCA
MEGD	<i>Siphacia megaloni</i> Quentin, 1969	<i>Rhipidomyia litvinovae</i> (Tomes)	Colombie
MEGL	<i>Siphacia megaloni</i> Quentin, 1966	<i>Mus</i> spp	Zaire

MESO	<i>Siphacia unisacra</i> (Quentin, 1971)	<i>Mysarctetus murinus</i> (Waterhouse)	captivité
MFINT	<i>Siphacia mauniv</i> Yamaguti, 1943	<i>Clethrionomys rufocanus</i> (Sundevall)	Corée, Japon
MICRI	<i>Siphacia univ</i> (Yamaguti, 1935)	<i>Rattus</i> spp.	cosmopolite
NIGF	<i>Siphacia nigerrima</i> Baylis, 1928	<i>Hyonomys sylv</i> (Thomas)	RCA
IBVL	<i>Siphacia obvelata</i> (Rudolphi, 1802)	<i>Mus musculus</i> L.	paléarctique
ODHI	<i>Siphacia mihobanur</i> Hugot & Quentin, 1985	<i>Zygodontomys brevicauda</i> (Allen)	Colombie
IKUI	<i>Siphacia okueiensis</i> Hugot & Quentin, 1985	<i>Lanintomys akienis</i> Pether	Caméroun
ORV7	<i>Siphacia oryzivora</i> Quentin & Kinsella, 1972	<i>Oryzomys palustris</i> (Harlan)	Floride
PAHA	<i>Siphacia palanga</i> Ou-Yang, 1971	<i>Clethrionomys glareolus</i> (Blyth)	Ouest-Malaisie
PE RO	<i>Siphacia petraevici</i> Harkema, 1936	<i>Peromyscus leucopus</i> (Rafinesque)	Nord-Caroline
PETR	<i>Siphacia petraevici</i> Bernard, 1966	<i>Clethrionomys glareolus</i> (Schreber)	paléarctique
PUYL	<i>Siphacia phyllotis</i> Quentin, Babero & Cotton, 1979	<i>Phyllotis darwini</i> (Waterhouse)	Chili
RAMI	<i>Siphacia ramirodutra</i> Quentin & Dessci, 1974	<i>Brachyomys ramirodutra</i> F. M.	Madagascar
RAUS	<i>Siphacia rauschi</i> Quentin, 1969	<i>Clethrionomys rutilus</i> (Pallas)	Alaska
SIGM	<i>Siphacia signatuli</i> Quentin & Kinsella, 1972	<i>Sigmodon hispidus</i> Say	Floride
STRJ	<i>Siphacia stroma</i> (Linstow, 1884)	<i>Apoekinus</i> spp.	paléarctique
VTN	<i>Siphacia vntiti</i> Travassos, 1937	<i>Nectonius squamipes</i> (Brants)	Brsil
CALL	<i>Sipharista callisuri</i> (Quentin, 1977)	<i>Callisurius caniceps</i> (Gray)	Ouest-Malaisie
CBAI	<i>Sipharista chhai</i> Quentin & Krishnasamy, 1975	<i>Peturista elegans</i> (Müller)	Ouest-Malaisie
*CYNO	<i>Sipharista cynocephalii</i> Hugot, 1985	<i>Cynocephalus variegatus</i> Audebert	Ouest-Malaisie
DFNT	<i>Sipharista deucuberta</i> Quentin & Krishnasamy, 1975	<i>Peturista peturista</i> (Pallas)	Borneo
*INDI	<i>Sipharista india</i> (Singh, 1962)	<i>Peturista peturista</i> (Pallas)	Himalaya
INFL	<i>Sipharista inflata</i> Quentin & Krishnasamy, 1975	<i>Peturista peturista</i> (Pallas)	Ouest-Malaisie
KAME	<i>Sipharista kamagaji</i> Quentin, 1970	<i>Peturista leucogris</i> (Temminck)	Japon
KINA	<i>Sipharista kinabaluensis</i> Quentin & Krishnasamy, 1975	<i>Peturista elegans</i> (Müller)	Borneo
LONG	<i>Sipharista longivittata</i> (Quentin & Krishnasamy, 1975)	<i>Peromyscus puberulatus</i> (Günther)	Ouest-Malaisie
MULU	<i>Sipharista mudi</i> (Quentin & Krishnasamy, 1975)	<i>Peturista griseobarbis</i> (Korsfield)	Ouest-Malaisie
*PACTI	<i>Sipharista panabuhani</i> Hugot, 1985	<i>Cynocephalus variegatus</i> Audebert	Ouest-Malaisie
RAMA	<i>Sipharista ramirodutra</i> Quentin & Krishnasamy, 1975	<i>Peturista elegans</i> (Müller)	Ouest-Malaisie
SHAR	<i>Sipharista sharifi</i> Quentin & Krishnasamy, 1975	<i>Peturista elegans</i> (Müller)	Ouest-Malaisie
*TAYL	<i>Sipharista taylari</i> (Abdussalam, 1938)	<i>Peturista peturista</i> (Pallas)	Himalaya
TRID	<i>Sipharista truleniata</i> (Quentin & Krishnasamy, 1975)	<i>Peturista peturista</i> (Pallas)	Borneo
ADAM	<i>Siphutineria adamii</i> (Quentin, 1971)	<i>Finisvirus amerythrus</i> (Thomas)	Congo
ANTI	<i>Siphutineria antina</i> Hugot, 1981	<i>Finis rutilus</i> (Cretzchmar)	Éthiopien
CPA	<i>Siphutineria cepipi</i> Hugot, 1981	<i>Piraxenus papai</i> (A. Smith)	Trinité-et-Tobago
FEER	<i>Siphutineria feeri</i> (Hugot, 1980)	<i>Proxenus stingeri</i> (Waterhouse)	Gabon
FUNA	<i>Siphutineria funambullini</i> (Johnson, 1967)	<i>Funambulus pennati</i> Wroughton	Népal, Rajasthan
INSI	<i>Siphutineria insignis</i> (Quentin, Betterton & Krishnasamy, 1975)	<i>Lariscus insignis</i> (Cuvier)	Ouest-Malaisie
INTE	<i>Siphutineria interjeta</i> (Hugot, 1980)	<i>Finisvirus isabella</i> (Gray)	Gabon
IVID	<i>Siphutineria ividensis</i> (Hugot, 1980)	<i>Proxenus poeues</i> (A. Smith)	Gabon
OCEA	<i>Siphutineria oceana</i> (Schmidt & Kuntz, 1968)	<i>Smidacynurus steeri</i> (Günther)	Palawan
OWYA	<i>Siphutineria owyangi</i> (Quentin & Krishnasamy, 1975)	<i>Cultusvirus nutans</i> (Boddaert)	Ouest-Malaisie
PALI	<i>Siphutineria pallaryi</i> (Seurat, 1915)	<i>Atlantocynurus retulus</i> (L.)	Maroc
PEAR	<i>Siphutineria peursi</i> (Baylis, 1928)	<i>Helioscutus zimbabus</i> (Ogilby)	Nigeria
RHIN	<i>Siphutineria rhinoceros</i> Hugot, 1981	<i>Rhinoceros hitchcocki</i> (Müller & Schlegel)	Ouest-Malaisie
SIAM	<i>Siphutineria siamensis</i> Hugot, 1981	<i>Mermis benoitiana</i> (Blyth)	Thaïlande
TRAN	<i>Siphutineria transaffricana</i> Chabaud & Biocca, 1955	<i>Xerus rutilus</i> (Cretzchmar)	Éthiopien
BRAN	<i>Wellmannia bramkii</i> Mc Lure, 1932	<i>Diminys bramkii</i> Peters	néotropical
CARG	<i>Wellmannia carolodunnani</i> Hugot, 1982	<i>Cosmibuys prebensilis</i> (L.)	Guyane
COMP	<i>Wellmannia rotupur</i> (Leidy, 1856)	<i>Erethizon dorsatum</i> (L.)	néarctique
*EVOL	<i>Wellmannia evoluta</i> (Linstow, 1899)	<i>Acathobius brachyura</i> (L.)	Malaisie
FOUS	<i>Wellmannia roussilloni</i> Hugot, 1982	<i>Hyatrix viridula</i> L.	Senegal
*SAMB	<i>Wellmannia samboni</i> Baylis, 1922	<i>Sphiggurus spinosus</i> (Cuvier)	Paraguay
SAUV	<i>Wellmannia saunysi</i> Hugot, 1982	<i>Atherurus africanus</i> Gray	Gabon
*STAD	<i>Wellmannia stasskii</i> (Seitl, 1907)	<i>Hyatrix viridula</i> L.	Erythree
MABO	<i>Zenkeromyces mubukensis</i> Quentin, 1974	<i>Zenkerella insignis</i> (Matschie)	RCA

baud & Biocca, 1955 — *Syphabulea* Gubanov, 1964]. Dans le présent travail nous proposons : 1°, de regrouper ces quatre genres dans une tribu : les Syphaciini Railliet, 1916, 2°, d'inclure dans la sous-famille onze autres genres, 3°, de distribuer ces onze genres dans quatre autres tribus : — les Hilgertiini n. tr., — les Passalurini

n. tr., — les Acanthoxyurini Schulz, 1948, — les Protozoophagini n. tr.

Les modifications apportées à la nomenclature sont exposées pour chacun des taxons étudiés. La nouvelle classification des Syphaciinae qui résulte du présent travail est donnée dans la partie systématique de la conclusion.

TERMINOLOGIE

ANATOMIQUE

Un lexique récent rassemblant les définitions des principaux termes anatomiques qui servent à décrire les Nématodes Phasmidiens parasites peut être trouvé dans WILLMOTT (1974). En ce qui concerne certains termes particuliers utilisés pour la description des Syphaciinae on pourra se référer à QUENTIN (1971-1973), et HUGOT (1981). La plupart de ces termes seront succinctement explicités dans le chapitre suivant.

Pour comprendre ce qui suit (fig. 1), il faut savoir que le corps d'un Oxyurida mâle ou femelle a grossièrement la forme d'un cigare dont l'extrémité tronquée constituerait la *tête* (ou *région céphalique*) et l'extrémité effilée la *queue*. Au sommet de la tête s'ouvre la *bouche*, le plus souvent délimitée par trois *lèvres* (une levre dorsale et deux lèvres latéro-ventrales), et entourée par six terminaisons nerveuses : deux *papilles céphaliques* dorsales, deux *papilles céphaliques* ventrales et deux *amphides* latérales. Les terminaisons nerveuses délimitent elles-mêmes le *plateau céphalique*.

Le corps des Oxyurida est entouré par un tégument semi-rigide : la *cuticule*, qui s'invagine au niveau de l'ouverture buccale et forme au fond de la bouche les trois *dents œsophagiennes*

disposées selon la même symétrie d'ordre trois que les lèvres et qui peuvent porter des reliefs plus ou moins compliqués. Immédiatement en arrière de la tête la cuticule est renflée à la manière d'un capuchon annulaire qui constitue la *vésicule céphalique*. Latéralement la cuticule constitue de part et d'autre du corps des crêtes longitudinales plus ou moins développées et qui peuvent se dédoubler : ce sont les *ailes latérales*. À la limite de la vésicule céphalique et de la naissance de chacune des ailes latérales on observe une terminaison nerveuse plus ou moins apparente : la *deiride*.

Chez les mâles : on observe ventralement et dans la partie postérieure du corps une ornementation cuticulaire qui constitue l'*area rugosa* et joue un rôle lors de l'accouplement (voir plus bas le paragraphe « spécialisations morphologiques ») ; à l'extrémité du corps le tube digestif et le canal génital s'abouchent avec le *cloaque*, lui-même entouré par les *papilles génitales* ; les organes copulateurs sont constitués par un *spicule unique* guidé dans ses mouvements de va et vient par une petite pièce chitinoïde le *gubernaculum*.

TAXONOMIQUE

On pourra trouver les définitions des principaux termes utilisés en systématique dans MATILE *et al.* (1987).

BIOLOGIE

Parmi les Nématodes Phasmiens parasites, les Oxyurida occupent une position particulière, en raison de l'originalité de certains de leurs caractères biologiques. Ces caractères, qui sont présents aussi bien chez les formes parasites d'Invertébrés (Insectes, Diplopodes), que chez les formes parasites de Vertébrés (Amphibiens, Reptiles et Mammifères), représentent autant d'ar-

guments permettant de considérer les Oxyurida comme un groupe monophylétique. Ces caractères biologiques originaux permettent également de comprendre certains aspects de l'évolution morphologique des Oxyurida ainsi que leur répartition chez les hôtes qui leurs sont spécifiques.

PARTICULARITÉS DES OXYURIDA

Cycle monoxène

Les Oxyurida sont des parasites monoxènes : leur cycle ne comprend qu'un seul hôte, qui abrite les formes adultes. Il s'agit donc d'un cycle simple et que l'on peut considérer comme primitif (CHABAUD, 1957).

Alimentation microphage

Les Oxyurida se nourrissent des micro-organismes qui prolifèrent dans le tube digestif de leurs hôtes. Ceci explique que ces parasites n'aient réussi à s'installer durablement que chez des hôtes dont la ration alimentaire comprend une quantité relativement importante de cellulose digérée par des micro-organismes dans la partie terminale du tube digestif. C'est en particulier le cas chez les Mammifères, où les Oxyurida ont presque exclusivement colonisé des herbivores possédant un gros cæcum.

Haplodiploïdie

Chez les Oxyurida les mâles sont haploïdes, et les femelles diploïdes. Ce caractère très original, et dont la découverte est récente (ADAMSON, 1984), a été mis en évidence dans de nombreuses espèces appartenant à chacune des quatre familles que regroupe l'ordre. On peut donc très probablement le considérer comme caractéristique de l'ensemble des Oxyurida et il s'agit là

d'un des arguments les plus forts permettant de considérer ces parasites comme un groupe monophylétique.

Brièveté de la vie des mâles

Chez les Oxyurida le mâle enroule la partie postérieure de son corps autour de celui de la femelle au cours de l'accouplement. Or le diamètre du corps d'une femelle adulte mûre est toujours très supérieure à celui du mâle de la même espèce : il en résulte que les accouplements ne peuvent se faire qu'avec des femelles tout juste sorties de leur quatrième mue et donc de taille encore légèrement inférieure à celle des mâles adultes (fig. 1) ; ce phénomène observé par MAUPAS & SERRAT (1916), a été confirmé de nombreuses fois par la suite. Les observations montrent également que : — (i) chez ces jeunes femelles les seuls organes génitaux complètement développés sont ceux servant au coït (vulve et vagin cuticulaire), et au stockage transitoire du sperme (trompe utérine). — (ii) lors des autopsies les mâles sont souvent moins nombreux que les femelles. — (iii) si l'infestation est de faible intensité on peut observer des femelles adultes mûres en l'absence de mâles.

Les mâles d'Oxyurida ont par conséquent une durée de vie plus brève que celle de leurs femelles : ils atteignent la maturité sexuelle et la taille adulte plus tôt, s'accouplent et disparaissent ensuite rapidement.

CONSEQUENCES SUR L'ÉVOLUTION

Specialisations morphologiques

On observe chez les Oxyurida et singulièrement chez les Syphaciinae une différenciation marquée des organes qui augmentent les chances qu'ont les mâles de réussir l'accouplement ; en particulier au niveau : des papilles génitales, de l'*area rugosa*, du gubernaculum et de son crochet accessoire.

En effet. — (i) au début de l'accouplement le mâle légèrement enroulé autour du corps de la femelle se déplace latéralement le long de celle-ci et ce sont les papilles génitales qui lui permettent de repérer l'ouverture vulvaire. — (ii) le mâle accentue alors l'enroulement de la partie postérieure de son corps autour de celui de la femelle et l'*area rugosa* lui permet d'affermir son étreinte (fig. 1). (iii) l'étroite co-adaptation de l'orifice cloacal du mâle à l'orifice vulvaire de la femelle qui permet d'éviter la dispersion du sperme dans le milieu fluide où vivent ces animaux est assurée

par une sécrétion du mâle qui coagule à la surface des deux cuticules et les réunit étroitement formant la « selle de copulation » qui est transpercée par les mouvements de va et vient du spicule guidé par le gubernaculum. — (iv) les reliefs cuticulaires qui forment l'ornementation parfois très différenciée du crochet accessoire (fig. 1) se trouvent inclus dans le coagulum et peuvent être interprétés comme un moyen d'affermir la position du mâle en évitant tout glissement de la selle de copulation.

Ponté agglomérée

C'est l'un des moyens sélectionnés pour permettre que, pendant la courte période de leur maturité, les mâles rencontrent des femelles en état de copuler : un hôte nouveau s'infestant à partir d'œufs provenant de la même ponté les meilleures chances seront en effet réunies pour que les développements respectifs des mâles et

FIG. 1. — Présentation des caractères morphologiques.

Les illustrations présentées sur cette figure proviennent des descriptions de plusieurs espèces appartenant toutes au genre *Wellthoma* Sambon, 1907.

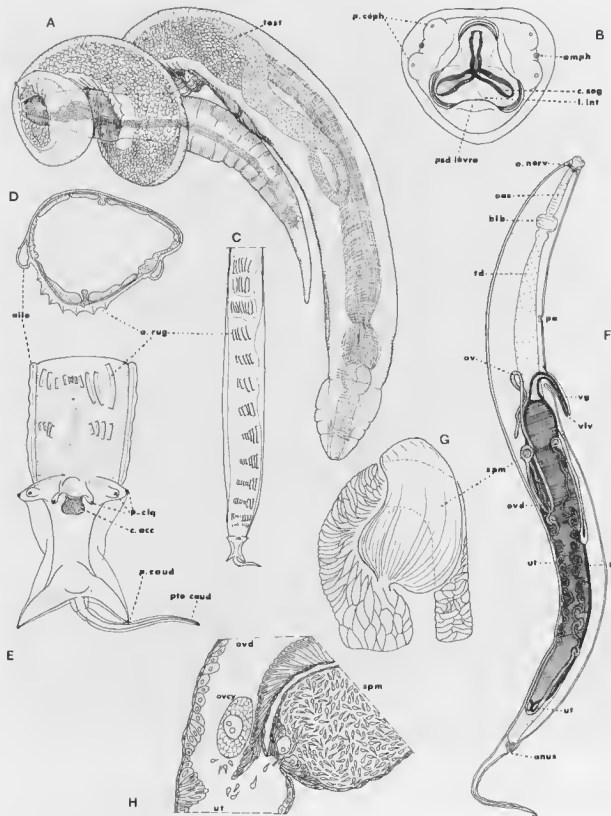
Étude du mâle.

A. mâle adulte accouplé : la partie postérieure du corps du mâle est enroulée autour du corps d'une jeune femelle ; les organes internes des deux partenaires sont visibles par transparence, en particulier le testicule unique et volumineux. B. tête en vue apicale : les terminaisons nerveuses céphaliques, papilles céphaliques et amphides, encadrent l'ouverture buccale elle-même bordée par trois pseudo-lèvres (symétric interlabiales) ; chacune des trois dents œsophagiennes (symétric labial) porte à son sommet une crête sagittale ; ces crêtes alternent avec des diverticules de la paroi buccale chitinoïdes et de forme triangulaire : les lames interlabiales. C. l'*area rugosa*, ici constituée par des rangées de grandes crêtes, est représentée en vue ventrale : les trois premières rangées constituent un pseudo-mamelon (également visible sur la fig. A). D. coupe transversale du corps au niveau d'une des rangées de crêtes. E. région caudale : l'ouverture du cloaque est précédée par les rangées de crêtes les plus postérieures et encadrée par les papilles cloacales (ici au nombre de trois paires) ; la levre postérieure du cloaque, chitinoïde et ornementé, constitue le crochet accessoire au gubernaculum ; postérieurement la pointe caudale est encadrée par les deux papilles caudales, ici portées par des pédoncules particulièrement développés.

Étude de la femelle.

F. femelle adulte inséminée en vue latérale gauche ; les organes internes sont vus par transparence : l'anneau nerveux entoure le corps de l'œsophage, appareil musculaire qui propulse les aliments dans le bulbe œsophagien dont la lumière porte des reliefs chitinoïdes qui broient les particules alimentaires ; le tube digestif prolonge l'œsophage jusqu'à l'anus situé dans la région postérieure du corps ; dans le tiers antérieur du corps s'ouvre la vulve, elle-même suivie du vagin qui, dans cette espèce se retourne comme un doigt de gant après l'accouplement ; le vagin est prolongé vers l'arrière par la trompe utérine impaire et volumineuse ; peu avant l'anus la trompe s'abouche avec les deux utérus au trajet sinueux, légèrement en arrière de la vulve ; chacun des utérus s'abouche avec un oviducte lui-même relié à la jonction de l'oviducte et de l'utérus ; se trouve la spermatheque qui, dans le genre *Wellthoma* est en dérivation sur la lumière du tube génital (G) et munie d'un sphincter ; en amont de l'ouverture de ce sphincter les cellules de l'épithélium qui tapisse la lumière de l'oviducte constituent un dispositif qui freine le transit des ovocytes (H).

Abréviations : *a.nerv.* : anneau nerveux ; *a.rug.* : *area rugosa* ; *ail.* : aile latérale ; *amph.* : amphide ; *anus* : anus ; *hbh.* : bulbe œsophagien ; *c.a.c.* : crochet accessoire au gubernaculum ; *c.sag.* : crête sagittale apicale ; *l.int.* : lame interlabiale ; *l.œs.* : œsophage ; *ou.* : ovaire ; *ovd.* : oviducte ; *ovcy.* : ovocyte ; *p. caud.* : papille caudale ; *p.céph.* : papille céphalique ; *p.clt.* : papille cloacale ; *pe.* : pore excréteur ; *psd.lèvre.* : pseudo-lèvres ; *pte caud.* : pointe caudale ; *spn.* : spermatheque ; *td.* : tube digestif ; *test.* : testicule ; *tu.* : trompe utérine ; *ut.* : utérus ; *vg.* : vagin ; *vlv.* : vulve.



des femelles qui en sont issus soient convenablement synchronisés.

Au cours de leur histoire, et sans doute dès son début puisqu'on l'observe également chez les parasites d'Invertébrés, les Oxyurida ont donc « inventé » différents moyens pour éviter la dispersion de leurs œufs. L'un d'entre eux est le *tube de ponte* décrit dans le genre *Passalus* (voir ci-dessous le paragraphe 4), mais le plus fréquent dans le groupe est sans doute celui décrit par SFURAT (1920), sous le nom d'*endotokie matricide* : la femelle meurt sans expulser ses œufs et sa propre cuticule joue alors le rôle d'oothèque.

Stabilité du génome

Elle est la conséquence à la fois, - (i) de l'haplodiploïdie : chez les mâles, qui sont issus d'un ovocyte non fécondé, les remaniements du matériel génétique à chaque génération sont incomplets, - (ii) de la ponte agglomérée : les femelles ne s'accouplant qu'une seule fois au cours de leur vie, la première génération de parasites qui se développera dans le tube digestif d'un hôte contaminé par une ponte sera constituée de frères et de sœurs *sensu stricto* ; la génération suivante sera le résultat d'accouplements consanguins dont les effets sur la stabilité du génome renforceront ceux dus à l'haplodiploïdie.

Insémination traumatique

Dans des travaux préliminaires (HUGOT *et al.*, 1982, 1983 ; HUGOT, 1984 a) nous avons décrit ce phénomène dans le genre *Passalus* Dujardin, 1845 qui a pour hôtes spécifiques les Leporidae. Nous résumons ces travaux ci-dessous :

— 1°, le mâle au cours de la copulation perce avec son spicule la cuticule de la femelle et injecte le sperme à travers les orifices ainsi constitués dans un diverticule de la chorde ventrale, la poche hypodermique ; — 2°, la poche hypodermique se trouve située à l'endroit du corps où devrait s'ouvrir normalement la vulve, qui est absente dans ces espèces ; — 3°, après l'insémination, le cytoplasme de la paroi de la

poche hypodermique, constituée par un syncytium, prolifère et produit une néoformation : le tube de ponte, d'abord pelotonné à l'intérieur du corps, qui se retourne comme un doigt de gant à travers la cuticule éclatée et reçoit la totalité des œufs contenus dans les utérus qui viennent s'y déverser au moment de la ponte ; — 4°, le tube de ponte constitue une oothèque qui peut se fragmenter mais dans les segments de laquelle les œufs restent agglutinés ; — 5°, l'absence totale de vulve et l'anatomie de la poche hypodermique, qui n'est pas tapissée de cuticule, rappelle beaucoup la morphologie des stades larvaires femelles 4 chez lesquelles les ébauches cuticulaires et génitales de l'ovjecteur n'ont pas encore fusionné ; — 6°, la plasticité des tissus de la poche hypodermique qui, après l'accouplement, va donner naissance au tube de ponte évoque celle des tissus embryonnaires ; — 7°, malgré un matériel très abondant, nous n'avons jamais pu observer de jeunes femelles adultes dans la mue du dernier stade larvaire, alors que ces observations sont fréquentes chez les autres Oxyurida.

Nous interprétons ces observations de la manière suivante : (i) les mâles doivent, pendant leur courte période de maturité, réussir à inséminer une femelle ; l'insémination traumatique permet de réussir l'accouplement de manière « précipitée » et présente donc pour les espèces qui la pratiquent un avantage encore accentué dans le genre *Passalus* par l'insémination directe des stades 4 femelles qui semble très probable (le stade 5 ne serait jamais atteint et l'insémination traumatique s'accompagnerait de néoténie) ; — (ii) dans le genre *Passalus* le regroupement de la ponte favorise la stratégie de surinfestation, avec une efficacité particulière puisque les Leporidae pratiquent vraisemblablement tous la cœcotropie et peuvent ainsi ingurgiter une grande quantité d'œufs (voir le sous-chapitre suivant).

Les caractéristiques anatomiques observées dans ce genre sont donc des réponses particulières à des contraintes biologiques qui sont communes à l'ensemble des Oxyurida ; elles traduisent à la fois une grande spécialisation et une adaptation étroite à leurs hôtes spécifiques les Leporidae.

RELATIONS AVEC LES HÔTES

PARTICULARITÉS DU CYCLE ET SÉCLUSION

On désigne sous le nom de « séclusion » l'ensemble des adaptations qui rendent l'être vivant indépendant des fluctuations de son milieu (JEANNEL, 1942). On a pu montrer que chez les Nématodes Phasmiéens parasites, il existe une véritable évolution des cycles biologiques, parallèle dans ses grandes lignes à l'évolution morphologique, et caractérisée par la séclusion progressivement croissante des stades larvaires, c'est-à-dire par le raccourcissement des périodes libres dans les stades de la vie préinfestante

(CHABAUD, 1957). Dans la plupart des cas ce raccourcissement est obtenu par l'acquisition d'un ou plusieurs hôtes intermédiaires et se traduit par une dépendance physiologique de plus en plus étroite des larves vis-à-vis de ceux-ci.

Chez les Oxyurida, qui sont des parasites monoxènes, le seul progrès par rapport à la vie préinfestante entièrement libre est représenté par l'existence des trois premières mues à l'intérieur de l'œuf. La séclusion est donc demeurée à un stade évolutif rudimentaire.

STRATÉGIE DE SURINFESTATION

Le regroupement de la ponte et la non dispersion des œufs qui en résulte, peut représenter un obstacle pour le maintien des Oxyurida chez des hôtes déjà colonisés puisque les chances de contamination entre individus sont diminuées. Cela explique que les Oxyurida n'aient pu s'installer durablement que : — (i) soit chez des animaux grégaires et coprophages, comme le sont leurs hôtes primitifs invertébrés, — (ii) soit

chez des animaux dont la biologie et (ou) le comportement leur permettait(en)t d'utiliser la stratégie de « surinfestation ».

Cette stratégie consiste à installer et à maintenir chez le même individu un taux d'oxyurose si important que lors d'un contact même exceptionnel avec un autre individu de la même espèce, la transmission du parasite soit assurée avec une probabilité de réussite suffisante.

CÆCOTROPHIE ET OXYUROSE

Le comportement de *cæcotrophie*, assimilé par certains auteurs à une pseudo-rumination (TAYLOR, 1940), consiste en une réingurgitation pendant les périodes de repos des pelotes stercorales émises par les animaux qui le pratiquent et fait partie de ceux qui permettent la surinfestation. Ce comportement, d'abord découvert chez le lapin domestique par MOROT (1882), a depuis été

également observé chez la plupart des autres Lagomorphes et chez de très nombreux Rongeurs (KENAGY & HOYT, 1980) : son existence explique probablement la réussite particulière des Syphacinae qui parasitent à eux seuls dix-neuf familles et quatre-vingts genres chez les Rongeurs, une famille et quatre genres chez les Lagomorphes.

CONSÉQUENCES

Le regroupement de la ponte et l'adaptation à des hôtes qui pratiquent la cæcotrophie, permet

aux larves de supprimer à peu près totalement leur passage dans le milieu extérieur sans que

soient impliqués pour cela des mécanismes entraînant l'apparition d'une dépendance physiologique particulièrement étroite. Ainsi se trouve réalisé un parasitisme presque complet dans lequel, par analogie avec les cycles hétéroxyènes, on peut considérer que l'hôte principal et l'hôte intermédiaire sont confondus.

Cette stratégie parasitaire particulière diminue les chances de contaminations et donc les occasions de capture entre des individus appartenant à des espèces différentes ; on peut donc s'attendre à observer des corrélations particulièrement étroites entre l'évolution de tels parasites et celle de leurs hôtes.

PRINCIPES DE L'ANALYSE MORPHOLOGIQUE

CHOIX D'UNE MÉTHODE

Nous souhaitons proposer une classification : — basée sur les résultats de l'étude morphologique des parasites, — dans laquelle les étapes qui mènent de la description des caractères à leur interprétation phylogénétique soient clairement marquées, — intégrant les informations disponibles concernant la biologie, la biogéographie et l'évolution des hôtes.

Or si les descriptions des parasites étudiés ont fourni un nombre important d'états de caractères (environ deux cents), seuls une cinquantaine parmi ceux-ci pouvaient à la fois : — (i) être orientés puis ordonnés en morphoclines, — (ii) nous fournir des états homologues présents chez l'ensemble des espèces étudiées. Nous n'avions par conséquent pas la possibilité de réaliser d'emblée une classification phylogénétique des espèces parasites en utilisant la méthode cladistique*.

Nous avons donc réalisé d'abord une « classifi-

cation phénétique » qui, sur la base de la comparaison statistique de la ressemblance des taxons spécifiques entre eux, nous a permis de redéfinir les taxons génériques et de regrouper les quinze genres finalement retenus dans cinq tribus. Nous avons ensuite construit et discuté plusieurs cladogrammes en prenant pour base les caractères que nous pouvions ordonner en morphoclines et les taxons génériques précédemment définis. Cette dernière étape nous a permis : — de vérifier les résultats obtenus grâce à la méthode statistique, — de faire des hypothèses sur les relations phylétiques possibles entre les genres et les tribus.

Le choix méthodologique que nous avons fait nous a par conséquent d'abord été imposé par la nécessité. Nous nous refusons pourtant, pour les raisons que nous exposons au paragraphe suivant, à considérer l'utilisation de la méthode phénétique comme un pis-aller.

DISCUSSION

Lorsque l'on révise une classification ancienne, donc le plus souvent fondée sur l'évaluation intuitive des ressemblances et établie à la suite de révisions répétées, il ne nous paraît ni indifférent ni inutile de comparer simultanément tous les taxons en utilisant le plus grand nombre de caractères. Une telle démarche est en accord avec le but premier de la systématique qui est de

décrire et de comparer entre eux les organismes dans toute la diversité de leurs formes et non pas de tenter d'emblée d'ordonner les données brutes en conformité avec des modèles évolutifs hypothétiques.

Les adversaires les plus modérés des méthodes phénétiques admettent la validité phylogénétique de beaucoup de groupes « phénétiques ». Leurs

* Si n est le nombre des taxons ; le nombre minimum d'états de caractères nécessaires pour résoudre un cladogramme est $c = 2n - 1$. Dans le cas présent et avec une centaine d'espèces il aurait par conséquent fallu environ deux cents caractères polarisés alors que nous n'en disposons que d'environ cinquante. Ce nombre est par contre suffisant des lors que l'on ne considère plus que les quinze taxons génériques reconnus valides dans la sous-famille.

critiques portent alors sur les principes et les méthodes des « phénétiens » auxquels il est reproché d'obtenir des résultats, certes acceptable dans certains cas, mais à l'aide de méthodes insuffisamment rigoureuses, à la fois dans leur forme et dans les principes qui les fondent. Or : — sur la forme, les méthodes numériques actuellement utilisées pour construire les classifications phénétiennes obligent leurs utilisateurs à définir clairement toutes les étapes de leur travail, donc à exposer à la critique les choix et les interprétations sur lesquels leurs résultats sont fondés ; en cela l'accusation d'insuffisante rigueur ne nous paraît pas fondée ; — sur le fond, les méthodes phénétiennes reposent sur le principe suivant : « *en utilisant les caractères les plus nombreux et les plus variés on obtient un meilleur échantillon au hasard des génotypes étudiés* » (SOKAL & SNEATH, 1963), c'est-à-dire que l'étroitesse de la parenté est supposée être proportionnelle au nombre et à l'évidence des similitudes entre les taxons et, — 1°, la validité de ce pari est statistiquement confirmée par la cohérence générale et par les convergences nombreuses observées entre, d'une part les classifications phénétiennes anciennes ou modernes, d'autre part les classifications proposées par les phylogénétiens, — 2°, ce pari n'est pas fondamentalement différent de celui que sous-entend implicitement dans la pratique cladiste l'utilisation du principe de parcimonie et qui est que : « *l'apparition d'un même état apomorphe dans deux taxons est d'autant plus probable que ces deux taxons sont plus proches parents* » (TILLIER, 1986).

La différence essentielle entre les deux pratiques réside dans le choix qui est fait par les cladistes de ne retenir pour définir les taxons que

les caractères dérivés homologues (synapomorphies) et donc d'éliminer de ces définitions, d'une part les caractères reconnus comme primitifs (symplesiomorphies), d'autre part les caractères pour lesquels il n'est pas possible de proposer une interprétation évolutive. La rigueur logique de l'exposé théorique de la démarche cladiste est incontestable et elle fournit certainement un outil de réflexion puissant permettant de construire et de comparer des hypothèses phylogénétiques. Malheureusement dans son application pratique elle se heurte dans la plupart des cas, et de l'aveu même de ceux qui en sont les partisans convaincus, aux obstacles suivants : — 1°, la reconnaissance des synapomorphies, surtout dans l'étude des groupes pour lesquels on ne dispose que de données néontologiques, repose uniquement sur des hypothèses ; les classifications ainsi construites n'ont que la valeur des homologues de caractères sur lesquelles elles sont fondées et sont aléatoires ; — 2°, l'élimination de nombreux caractères conduit dans certains cas, — (i) soit à construire une classification sur un échantillon du phénotype imposé par les circonstances, plus réduit que celui qu'aurait utilisé un « phénétiens » et donc statistiquement moins fiable, — (ii) soit à « récupérer » certains groupes de caractères en les interprétant par rapport à la validité de la classification déjà établie, ce qui représente un cas flagrant de raisonnement circulaire.

Chacune des deux méthodes possède donc en propre des avantages, des inconvénients et des limites. Nous considérons pour notre part qu'elles ne sont pas antinomiques et doivent, en raison même de leur différence, être utilisées chaque fois qu'il est possible comme les étapes complémentaires d'une même démarche.

DESCRIPTION DE LA MÉTHODE

On peut distinguer trois étapes successives qui feront chacune l'objet d'un chapitre particulier.

ÉTUDE DES CARACTÈRES MORPHOLOGIQUES

Cette étude comprend la définition et la description des états de caractères permettant de décrire les taxons, l'interprétation de l'évolution de ces caractères et, lorsque cela est possible, la construction de morphoclines.

Caractères utilisés

Nous avons étudié les caractères visibles en microscopie optique dans l'eau puis dans le lactophéol, sans recours à l'histologie ; ce sont :

soit des caractères externes (caractères cuticulaires au sens large), soit des caractères internes visibles par transparence (sur des coupes optiques). Lorsque la compréhension de la disposition dans l'espace de ces structures l'imposait nous avons pratiqué des coupes de corps à main levée en utilisant un fragment de lame de rasoir. Les sections de corps sont manipulées à l'aide d'un pinceau; pour éviter l'écrasement des préparations les lamelles microscopiques sont surélevées au moyen d'une petite bande de papier.

Les caractères utilisés sont dans leur très grande majorité des caractères qualitatifs. L'utilisation des caractères quantitatifs donne des résultats médiocres chez les Helminthes parasites en raison principalement des modifications aléatoires des mensurations occasionnées par la fixation et de la croissance allométrique très marquée des femelles adultes après l'accouplement. Nous n'avons donc utilisé qu'un petit nombre de caractères quantitatifs; ils concernent des rapports entre les mensurations d'organes suffisamment chitinisés pour être moins sensibles aux déformations et proviennent principalement de l'étude des mâles.

Évolution des caractères morphologiques

Notre interprétation s'appuie sur : — l'étude de l'ontogénèse, — l'étude des formes adultes, un certain nombre d'hypothèses concernant l'évolution des Nématodes Phasmiens parasites.

1^o étude de l'ontogénèse

Les exemples de récapitulation ontogénétique sont fréquents chez des larves de Nématodes et ont souvent été utilisés avec succès pour interpréter la phylogénie (CHABAUD, 1955; DURETTE-DUSSET, 1985). Chez les Nématodes Phasmiens parasites de Vertébrés, le phénomène de récapitulation donne des éléments d'interprétation particulièrement précis concernant la morphogénèse des structures céphaliques dont de nombreux travaux ont montré l'importance en systématique (CHITWOOD & WEHR, 1934; CHABAUD, 1955, 1958, 1959; ANDERSON, 1967; QUENTIN, 1971 a et b, 1973 a, b et c; HUGOT, 1982 a, 1985 a).

Chez les Syphaciinae c'est sur ces mêmes structures que l'étude des larves des stades 3 et 4, souvent abondantes dans les prélèvements, peut fournir les informations les plus intéressantes.

On observe en effet dans ce groupe un dimorphisme sexuel plus ou moins accentué mais quasiment constant et, comme c'est la règle chez les Nématodes parasites, la morphologie de la femelle est alors toujours plus évoluée que celle du mâle correspondant; ainsi, en comparant les larves avec les mâles et les femelles adultes dans la même espèce, on dispose fréquemment d'une série de trois stades évolutifs dans la même lignée.

L'étude de la morphologie céphalique chez les Syphaciinae permet donc de définir un certain nombre de types évolutifs et nous verrons (fig. 6) :

(i) que l'on peut les faire dériver d'un même type primitif, (ii) qu'ils combinent différemment les mêmes tendances évolutives générales.

2^o étude des formes adultes

L'interprétation des formes adultes s'appuie sur la comparaison des corrélations que l'on peut mettre en évidence entre les types céphaliques définis grâce à l'étude de l'ontogénèse et les autres caractères morphologiques. Cette interprétation est guidée par une règle, valable pour l'ensemble des Oxyurida parasites de Vertébrés, qui résulte des travaux de PETHER (1966) et QUENTIN (1973 c, 1975) et à laquelle nous n'avons pas trouvé d'exception : chez les Oxyurida les structures céphaliques sont beaucoup plus diversifiées que les structures génitales mâles. La plus grande stabilité morphologique de ces dernières peut, après les découvertes d'ADAMSON (1984), être expliquée comme une conséquence de l'haplodiploïdie.

En conséquence les taxons proches par leurs caractères génitaux mâles (nombre et disposition des papilles génitales, morphologie des organes copulateurs et surtout gubernaculum, morphologie de l'ornementation cuticulaire ventrale ou *area rugosa*) et pour leurs caractères céphaliques pourront être considérés comme probablement étroitement apparentés; au contraire la présence de caractères céphaliques apparemment semblables chez des taxons dont les caractères génitaux mâles sont très différents devra très probablement être interprétée comme le résultat de deux processus évolutifs parallèles.

Pour interpréter les relations phylogénétiques entre les taxons nous nous sommes également servi du profil de l'aile latérale (tel qu'il apparaît sur une coupe transversale du corps) et de la morphologie des œufs : ces deux séries de

caractères sont souvent bien corrélées avec les caractères céphaliques chez les Syphaciinae.

3^e hypothèses concernant l'évolution des Nématodes *Phasmidiens parasites*

L'évolution propre de certains caractères des Syphaciinae peut être reliée avec des schémas

évolutifs plus généraux et concernant les caractères équivalents observés chez d'autres Nématodes. Nous avons utilisé ces hypothèses générales pour interpréter l'évolution des caractères céphaliques et celle des papilles génitales mâles (voir fig. 6 et 11).

TAXONOMIE NUMÉRIQUE ET ZOOGÉOGRAPHIE

Pour réaliser cette première étape de l'analyse morphologique nous avons choisi d'utiliser les programmes informatiques d'analyse des données.

Programmes utilisés

Ils appartiennent à la bibliothèque ADDAD, version 1983 du CIRCE (91 405, Campus d'Orsay). Nous avons utilisé : — *Analyse des correspondances* (ANCORR — 201) d'après Yagolnitzer & Tabet, — *Aide à l'interprétation d'une analyse des correspondances* (AIDAF — 301) de D. Dominges, — *Calcul des distances à partir de données logiques* (DISLOG — 110) de M. Jambu, — *Classification ascendante hiérarchique d'un nuage de points munis de distances et de masses* (CAHDIS — 213) de M. Jambu.

Rappels concernant l'analyse des données

Ce qui suit est fait d'emprunts à BENZECRI (1980) et à FÉNELON (1981). L'analyse des données est une méthode statistique qui permet d'analyser simultanément un nombre illimité d'observations en fonction d'un nombre illimité de variables : ici les observations correspondront aux espèces étudiées et les variables aux états de caractères.

Le point de départ est un tableau logique dans lequel chaque espèce est définie pour chaque variable par le code 1 (*état de caractère présent*) ou par le code 0 (*état de caractère absent*). Soit n le nombre des variables : si l'on considère un système de n axes orthogonaux correspondant chacun à une variable, chaque espèce peut être représentée dans cet espace à n dimensions par un point dont la position est déterminée par ses coordonnées sur chacun des axes, donc par sa valeur pour chacune des variables. L'ensemble des espèces sera donc représenté par un nuage de

points dans un espace à n dimensions. La distribution des points à l'intérieur du nuage peut être étudiée par deux procédés. Le premier consiste à projeter l'ensemble du nuage sur un plan convenablement choisi : c'est l'analyse factorielle. Le second consiste à calculer une distance entre les couples de points représentant les espèces et à ordonner ces points selon une hiérarchie en fonction des distances calculées : c'est la classification ascendante hiérarchique.

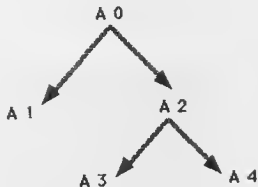
Chacun de ces procédés possède des variantes. Pour l'analyse factorielle nous avons choisi l'analyse factorielle des correspondances (AFC) dans laquelle un rôle symétrique est attribué aux lignes et aux colonnes du tableau des données, c'est-à-dire que l'on projette dans le même système d'axes : (i) le nuage des points représentant les espèces en fonction des variables, — (ii) le nuage des points représentant les variables en fonction des espèces. L'AFC autorise par conséquent la projection simultanée des deux séries de points (espèces et variables) sur le même diagramme avec l'avantage de permettre la lecture directe de la répartition réciproque des deux séries de points. Pour la classification (CAH) nous avons utilisé la *distance du χ^2* et comme critère d'aggrégation la *maximisation du moment centré d'ordre deux*.

Utilisation du codage additif

L'analyse des données traite chacune des variables indépendamment. Si l'on utilise le codage en 0-1, on est donc constamment pris entre deux tendances antagonistes, à savoir : (i) représenter les états différents d'un même caractère par autant de variables et séparer ainsi des taxons qui possèdent le même caractère sous des états différents, — (ii) représenter des états différents du même caractère par une seule

variable et perdre une partie du détail de l'étude morphologique. Cette difficulté peut être contournée par l'utilisation du codage additif comme il est montré par l'exemple suivant.

Soit un caractère A; A0 en est la forme primitive; A1, A2, A3, A4 en sont les états dérivés représentés chacun par une ligne (une variable) dans le tableau; les relations phylé-



tiques supposées entre les états du caractère A sont ceux représentés sur le morphocline. Soit maintenant cinq taxons T1, T2, T3, T4, T5 possédant chacun un état particulier du caractère A. Un taxon sera codé 1 (caractère présent) non seulement pour l'état dérivé qu'il possède, mais pour chacun des états dérivés intermédiaires comme il est indiqué sur le tableau.

	T1	T2	T3	T4	T5
A0	1	1	1	1	1
A1	0	1	0	0	0
A2	0	0	1	1	1
A3	0	0	0	1	0
A4	0	0	0	0	1

Ce type de codage permet donc d'introduire dans la définition des taxons des hypothèses concernant l'évolution des caractères morphologiques et nous l'avons utilisé dans tous les cas où nous pouvions définir des morphoclines. Il a par contre l'inconvénient de donner plus de poids à certains caractères.

Définition des taxons

L'analyse des données permet par des essais successifs de proposer des modèles de regroupement des espèces en classes hiérarchisées chacune corrélée avec des ensembles de variables. La validité des ensembles de variables peut être testée par comparaison avec les résultats de l'interprétation de l'évolution des caractères mor-

phologiques. La validité des classes peut être testée par comparaison avec les facteurs zoogéographiques.

Ces résultats sont successivement modifiés :
 - 1°, par des retours au tableau entraînant,
 - (i) soit des modifications dans la définition des variables, - (ii) soit des modifications dans le codage des espèces, - (iii) soit les deux simultanément, - 2°, par des retours à l'étude morphologique.

La démarche qui aboutit à la définition des taxons peut être par conséquent définie comme la recherche de la meilleure synthèse entre successivement : les résultats de l'étude morphologique, les résultats de l'interprétation de l'évolution des caractères morphologiques, - les facteurs zoogéographiques.

ANALYSE CLADISTIQUE. ÉVOLUTION COMPARÉE DES SYPHACIINAE ET DE LEURS HÔTES

Les bases méthodologiques de la systématique phylogénétique sont exposées de façon résumée, mais suffisante en ce qui concerne la compréhension de ce chapitre, dans MATILE *et al.* (1987).

Choix des caractères utilisés

Parmi l'ensemble des caractères morphologiques étudiés nous avons choisi de prendre pour

base de l'analyse cladistique certains caractères sexuels secondaires des mâles, *disposition des papilles génitales*, *areu rugosa*, *gubernaculum* et *son crochet accessoire* pour les raisons suivantes :

1° ce sont ces caractères qui nous fournissent la plus grande variété d'états homologues présents chez l'ensemble des taxons étudiés et pour lesquels nous pouvons proposer des morphoclines ; - 2° la relative stabilité de ces organes,

expliquée comme une conséquence de l'haplodiploïdie, permet d'espérer *a priori* y rencontrer un nombre relativement faible de convergences ou de régressions ; — 3° ces caractères sont importants d'un point de vue biologique puisque, comme nous l'avons vu plus haut ; — (i) ils correspondent aux organes qui permettent la réussite de l'accouplement durant la courte période pendant laquelle les mâles d'Oxyurida sont en état de copuler, — (ii) ils sont particulièrement différenciés chez les Syphaciinae.

Construction des cladogrammes

Les taxons utilisés sont les quinze genres que l'analyse des données a permis de reconnaître comme valides. Nous avons : — 1°, construit un cladogramme pour chacune des trois catégories de caractères utilisés, — 2°, expérimenté ensuite

les combinaisons possibles de ces cladogrammes entre eux. Parmi les variantes possibles nous avons recherché et étudié celles qui permettaient de vérifier les résultats du chapitre précédent, c'est-à-dire de retrouver le mieux possible chacune des cinq tribus comme un groupe monophylétique.

Évolution

Les résultats de l'analyse cladistique permettent de construire des hypothèses concernant les relations phylétiques entre les taxons de rang générique et tribal. Celles-ci sont à leur tour confrontées avec les hypothèses concernant la radiation initiale des Rongeurs et des Lagomorphes. Une tentative de reconstitution des principales étapes chronologiques de l'histoire commune des hôtes et des parasites est proposée.

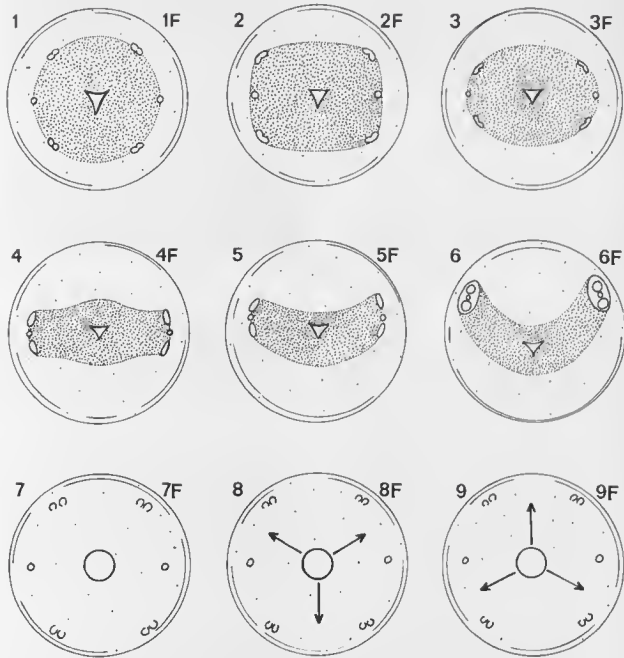


FIG 2. Définition des variables logiques : 1 à 9 1F à 9F.

Forme du plateau céphalique : 1-1F, circulaire ; 2-2F, quadrangulaire ; 3-3F, ovale ; 4-4F, étiré latéralement ; 5-5F, arqué dorsalement ; 6-6F, en fer à cheval. Ouverture buccale : 7-7F, circulaire étroite ; 8-8F à symétrique interlabiale ; 9-9F, à symétrique labiale.

ÉTUDE DES CARACTÈRES MORPHOLOGIQUES

Nous exposons dans ce chapitre la définition, la description et l'interprétation de l'évolution des états de caractères qualitatifs ou quantitatifs qui permettent de décrire les taxons. Ces états de caractères seront utilisés comme autant de variables pour l'analyse des données au 3^e chapitre et, pour certains d'entre eux, comme base pour l'analyse cladistique au 4^e chapitre.

Les caractères qui serviront à la description des mâles sont désignés par un nombre de 1 à 131, soit : 122 caractères qualitatifs représentés sur les figures 2 à 18 et 9 caractères quantitatifs dont la liste est donnée à la fin du présent

chapitre ; les caractères qui serviront à la description des femelles sont désignés par un nombre de 1F à 91F, soit : 89 caractères qualitatifs représentés sur les figures 2 à 21 et 2 caractères quantitatifs dont la liste est donnée à la fin du présent chapitre. La liste des noms désignant les variables qualitatives est donnée dans les légendes des figures leur correspondant. La liste des noms désignant les variables quantitatives est donnée dans le dernier paragraphe du présent chapitre. La description des espèces parasites à l'aide des variables est donnée en annexe.

CARACTÈRES QUALITATIFS

CARACTÈRES CÉPHALIQUES

Chez les Syphaciinae l'extrémité antérieure du corps ou « région céphalique » est constituée :

1^o, par un support parenchymateux formé par les tissus musculaire, hypodermique et nerveux, qui constitue le *plateau céphalique* (sensu QUENTIN, 1971 a et b). -- 2^o, par des formations cuticulaires plus ou moins différenciées associées aux terminaisons nerveuses, à la bouche et à la cavité buccale. Sur les figures 2 à 6 : la tête est représentée en vue apicale ; l'ouverture buccale est au centre de la figure entourée par les six terminaisons nerveuses : deux papilles dorsales, deux papilles ventrales et deux amphides latérales ; lorsqu'il est représenté (en pointillé), le plateau céphalique est supposé vu par transparence. Par convention ; lorsque les illustrations représentent des vues apicales de la tête la partie dorsale est orientée vers le haut de la figure.

Plateau céphalique (fig. 2 et 6)

La forme du plateau céphalique (1-1F à 6-6F) résulte à la fois : — de la différenciation des formations cuticulaires péri-buccales et intrabuccales, — de la migration latérale progressive des papilles céphaliques, dans certains cas de la formation des plis céphaliques. La morphologie du plateau céphalique est donc le témoin de l'évolution de l'ensemble des structures céphaliques.

Ouverture buccale et formations cuticulaires péri-buccales (fig. 2, 3 et 6)

Au cours de l'évolution des Syphaciinae la cuticule péri-buccale peut se différencier : — 1^o, selon les trois axes de symétrie labiaux (9-9F) ; la

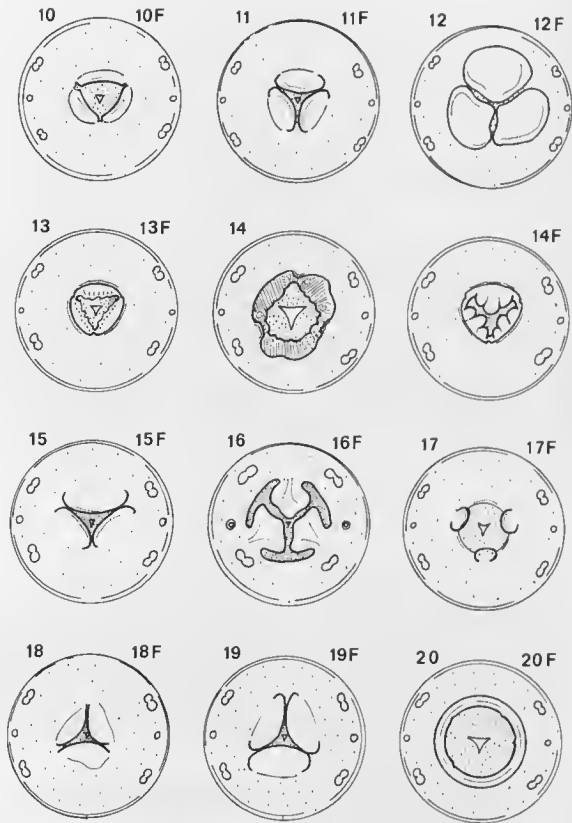


FIG. 3. — Définition des variables logiques 10 à 20 10F à 20F

Lèvres : 10-10F, rudimentaires ; 11-11F, petites ; 12-12F, hypertrophiées ; 13-13F, invaginées ; 14, recouvertes par des épaissements chitinoïdes ; 14F, subdivisées en trois lobules ; 15-15F, non délimitées à leur périphérie par un relief cuticulaire ; 16-16F, en forme de languettes. *Pseudo-lèvres* : 17-17F, rudimentaires ; 18-18F, petites ; 19-19F, grandes. *Bourrelets cuticulaires péribucaux* : 20-20F, présent.

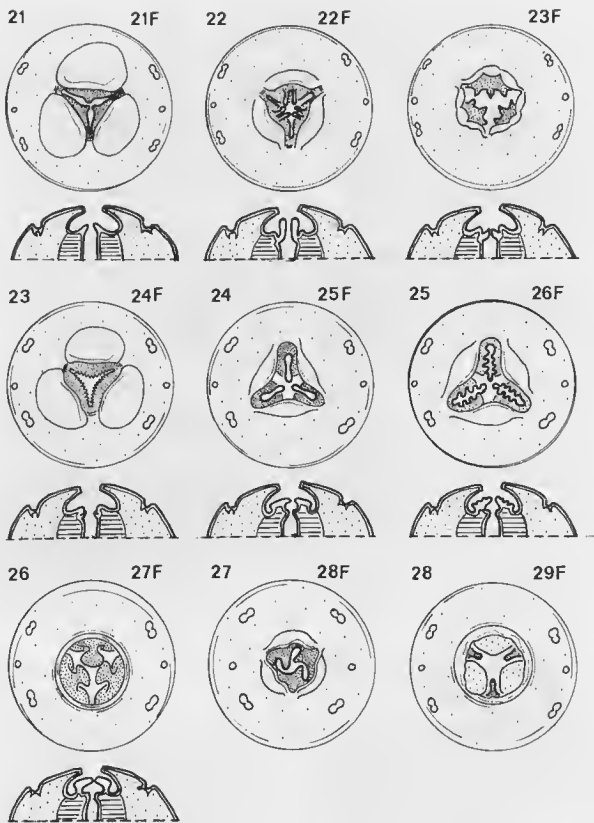


FIG. 4. — Définition des variables logiques : 21 à 28 — 21F à 29F.

Dents asophagiennes : 21-21F, portant un denticule médian en relief ; 22-22F-22FB, portant des appendices digitiformes ; 23F, portant trois à cinq forts denticules ; 23-24F, portant une rangée de petites indentations ; 24-25F, portant une crête apicale ; 25-26F, portant une crête apicale denticulée ; 26-27F, portant une crête apicale en forme de spatule ; 27-28F, dents hélicoïdales. *Reliefs cuticulaires interlabiaux* : 28-29F, dent interlabiale présente.

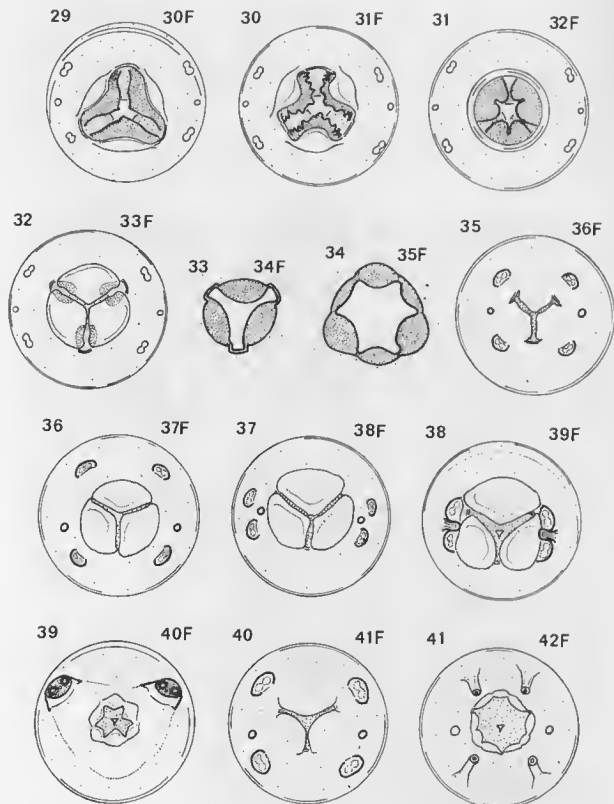


FIG. 5. — Définition des variables logiques : 29 à 41 — 30F à 42F.

Reliefs cuticulaires interlabiaux (suite) : 29-30F, lame interlabiale présente ; 30-31F, lame interlabiale denticulée ; 31-32F, lame interlabiale bilobée ; *Renforcements chitinoïdes buccaux* : 32-33F, commissures labiales renforcées ; 33-34F, capsule buccale de type I ; 34-35F, capsule buccale de type II. *Arrangement des papilles céphaliques* : 35-36F, en carré ; 36-37F, ventrales rapprochées des amphides ; 37-38F, ventrales et dorsales rapprochées des amphides ; 38-39F, ventrales et dorsales accolées aux amphides ; 39-40F, ventrales et dorsales portés par un même pédoncule ; *Forme des papilles céphaliques* : 40-41F, grosses et sessiles, 41-42F, petites et pédonculées.

bouche est alors entourée par trois lèvres (10-10F à 16-16F), qui peuvent : — (i) se développer et devenir de plus en plus volumineuses, (ii) dans certains cas s'atrophier par invagination à l'intérieur de la cavité buccale : — 2°, selon les trois axes de symétrie interlabiaux (8-8F) : la bouche est alors entourée par trois pseudo-lèvres (17-17F et 18-18F) ; — 3°, simultanément selon les six axes : la bouche est alors entourée : — (i) soit par trois lèvres *et* par trois pseudo-lèvres, — (ii) soit par un bourrelet cuticulaire péribuccal (20-20F). La disparition des lèvres par invagination peut être compensée par l'apparition de néoformations chitinoïdes à la périphérie de l'ouverture buccale (14).

Cavité buccale et dents œsophagiennes (fig. 4 et 5)

Au fond de la cavité buccale les trois lobes œsophugiens disposés selon les axes de symétrie labiaux et recouverts par la cuticule, constituent les dents œsophagiennes. Au cours de l'évolution des reliefs cuticulaires peuvent apparaître : — 1°, selon les trois axes de symétrie labiaux (21-21F à 26-27F), c'est-à-dire sur les dents œsophagiennes ; — 2°, selon les trois axes de symétrie interlabiaux (28-29F à 31-32F), c'est-à-dire en position alternée avec les dents œsophagiennes ; — 3°, simultanément selon les six axes. Exceptionnellement les dents œsophagiennes peuvent prendre une disposition hélicoïdale (27-28F).

Renforcements chitinoïdes associés à la cuticule buccale (fig. 5)

La différenciation de la cuticule dans la région buccale peut être accompagnée par l'apparition d'épaississements chitinoïdes localisés : — 1°, soit au niveau des commissures des lèvres (32-33F) ; — 2°, soit au fond de la cavité buccale, — (i) selon les axes labiaux exclusivement (33-34F), — (ii) selon les six axes simultanément (34-35F).

Terminaisons nerveuses céphaliques (fig. 5 et 6)

Chez les Syphaciinae les terminaisons nerveuses comprennent : — un cycle externe constitué par les quatre papilles céphaliques et les deux amphides, — un cycle interne constitué par les six papilles labiales internes. Dans ce groupe les papilles labiales sont vestigiales et leur observation se situe à la limite de ce qui peut être vu en microscopie optique. Nous nous sommes par conséquent limité à la description des papilles céphaliques.

L'appareil sensoriel céphalique des Syphaciinae a été étudié en détail par QUENTIN (1971 a et b) qui a montré que dans ce groupe l'évolution se traduit essentiellement par la migration latérale progressive des papilles céphaliques qui tendent ainsi à se rapprocher de plus en plus des amphides (voir l'explication qui en est donnée au paragraphe suivant). On peut distinguer plusieurs stades dans cette migration (36-37F à 39-40F). La forme et la taille des papilles sont variables (40-41F et 41-42F).

ÉVOLUTION DES CARACTÈRES CÉPHALIQUES CHEZ LES SYPHACIINAE (fig. 6)

Une interprétation de l'évolution des caractères céphaliques chez les Nématodes Phasmiidiens parasites a été proposée par CHABAUD (1955). Ce travail faisait la synthèse des hypothèses plus anciennes de CHITWOOD & WEHR (1934) et de DE CONINCK (1950) sur le même sujet et peut être résumé ainsi (fig. 6 de A à F) : — 1°, chez les Nématodes la symétrie des lèvres et des terminaisons nerveuses céphaliques est primitivement du type « profond », c'est-à-dire qu'elle

correspond à la symétrie d'ordre trois de l'œsophage ; — 2°, cette symétrie « profonde » s'oppose à la symétrie bilatérale « superficielle » de la cuticule post-céphalique dont la limite antérieure est marquée par les amphides ; — 3°, chez un Nématode primitif hypothétique la disposition générale des structures céphaliques serait donc celle figurée en A : six lèvres portant chacune deux papilles externes et une papille interne encadrent l'ouverture buccale, les amphides sont

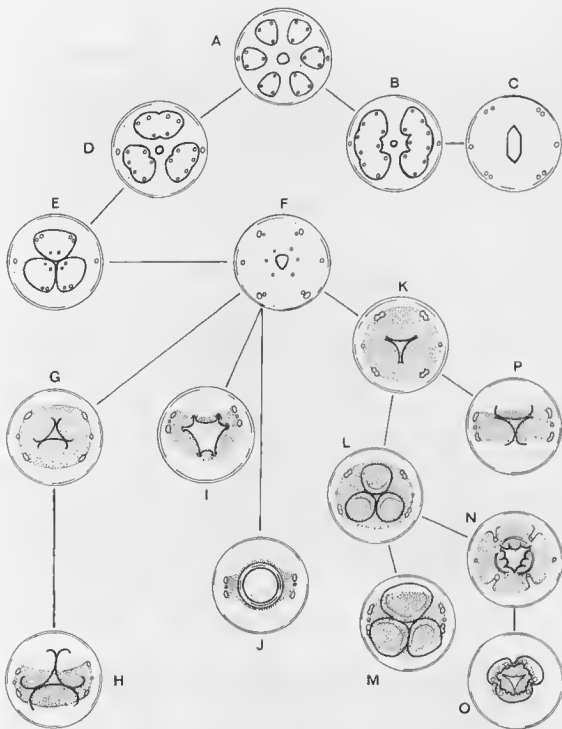


FIG. 6. — Évolution des structures céphaliques.

De A à F : interprétation de l'évolution des caractères céphaliques chez les Nématodes Phasmodiens parasites d'après CHARAUD (1955). — A, Nématode primitif hypothétique. — B et C, évolution vers le type Spirurida. — D, E et F, évolution vers le type Rhabditida (explications dans le texte).

De F à P : évolution des structures céphaliques chez les Syphacinae à partir du type Rhabditida primitif. Plusieurs types peuvent être distingués : — G et H, poussées de la cuticule péribucale selon les axes interlabiaux exclusivement, développement de « pseudo-lèvres » (type *Wellcomeia* et *Helminthoxyis*). — I ou J, poussées de la cuticule péribucale selon les axes labiaux et inter-labiaux simultanément ; développement, soit de « lèvres » et de « pseudo-lèvres » (I, type *Petrovrenema*), soit d'un « bourrelet circulaire péribucale » (J, type *Zenkoxysuris*, *Idluoxysuris*, *Pratozoophaga*). — K à O, poussées de la cuticule péribucale selon les axes labiaux exclusivement, développement de « lèvres » ; en P, la migration latérale des papilles céphaliques est en avance sur le développement des lèvres (type *Syphacia* évolué), de L à O, l'évolution des lèvres est en avance sur la migration latérale des papilles céphaliques, avec L et M les lèvres hypertrophiées tendent à recouvrir totalement le plateau céphalique (type *Syphatineria* et *Syphabulena* évolué), avec N et O les lèvres s'invaginent secondairement dans la cavité buccale et des formations chitinoïdes peuvent apparaître à la périphérie de l'ouverture buccale (type *Sypharistu* évolué).

De G à O, les limites indiquées en pointillé sont celles du plateau céphalique.

situées de part et d'autre des deux lèvres latérales ; — 4°. au cours de l'évolution les modifications de la symétrie céphalique peuvent être interprétées comme résultant : — (i) de la fusion des lèvres primitives selon certains axes privilégiés, (ii) de l'invagination intrabuccale de la cuticule selon les mêmes axes suivie d'atrophie.

Deux types évolutifs principaux pouvaient ainsi être distingués soit, selon la nomenclature de l'époque (voir CHITWOOD & CHITWOOD, 1950) :

- un type *Spirurida* (fig. B et C) chez lequel la fusion et l'invagination se font de part et d'autre du plan sagittal, ce qui entraîne l'apparition d'une symétrie bilatérale,
- un type *Rhabditida* (fig. D, E et F) chez lequel la fusion et l'invagination se font selon les axes œsophagiens ce qui préserve la symétrie d'ordre trois.

L'évolution des structures céphaliques chez les Syphacinae (fig. 6 de F à P) nous paraît pouvoir être rattachée au type *Rhabditida* pour les raisons suivantes : — 1°. la morphologie céphalique observée chez les larves et les adultes les plus primitifs est du type figuré en F avec en particulier : — (i) une ouverture buccale de petite taille ronde ou triangulaire, — (ii) des papilles internes d'aspect vestigial, (iii) des papilles céphaliques disposées en « carré » et conservant fréquemment, au moins au niveau des trajets

nerveux, la trace d'un dédoublement primitif ; — 2°. cette interprétation de l'évolution chez les Syphacinae conduit à considérer les lèvres et les pseudo-lèvres comme des néoformations ce qui correspond aux observations puisque ces dilatactions cuticulaires ne portent jamais les terminaisons nerveuses, au contraire des lèvres primitives ;

3°. cette hypothèse est en accord avec les remaniements récents de la taxonomie (CHAUBAUD, 1974) qui font des *Oxyurida* un groupe directement dérivé du stock ancien des *Rhabditida* libres.

L'étude morphologique montre que : — 1°. à partir du type primitif l'évolution de la cuticule péribuccale chez les Syphacinae semble conduire à trois types principaux selon que les poussées de la cuticule se font selon les axes labiaux (de K à O), interlabiaux (G et H), ou selon les six axes simultanément (I et J) ; — 2°. que ni l'apparition des reliefs cuticulaires intrabuccaux, ni la latéralisation progressive des papilles céphaliques ne sont directement corrélées avec cette évolution. On peut donc observer chez les Syphacinae des combinaisons très différentes des différents stades de ces trois grandes lignes évolutives. Enfin, comme nous l'avions signalé dans le chapitre précédent, on observe dans ce groupe un dimorphisme sexuel plus ou moins accentué : la morphologie céphalique de la femelle est toujours plus différenciée que celle du mâle correspondant.

DIFFÉRENCIATIONS CUTICULAIRES

Sur les figures 7 et 8 les ailes latérales ou cervicales sont représentées, soit sur des coupes transversales de corps, soit sur une vue générale du Nématode en vue latérale. Sur les figures 8, 9 et 10 les plis céphaliques et différents types d'ornementation cuticulaire sont représentés sur l'extrémité céphalique supposée sectionnée. Par convention : lorsque les illustrations représentent des coupes transversales du corps la partie dorsale est orientée vers le haut de la figure.

Ailes latérales (fig. 7)

Ce sont des épaississements de la cuticule situés face aux champs hypodermiques latéraux

et qui peuvent s'étendre sur tout ou partie de la longueur du corps. Chez les Syphacinae l'évolution de l'aile latérale se manifeste le plus souvent par sa différenciation ou son hypertrophie dans la région antérieure du corps et sa régression ou son atrophie dans la région postérieure. Cette évolution paraît en partie corrélée avec celle des structures céphaliques puisque l'on observe que : — (i) des groupes d'espèces étroitement apparentées par leur morphologie céphalique ont très souvent des ailes latérales proches ou identiques, — (ii) lorsqu'une modification progressive de la forme de l'aile latérale peut être observée dans un groupe elle accompagne les modifications des structures céphaliques, (iii) un léger dimorphisme sexuel est alors fréquemment observé et

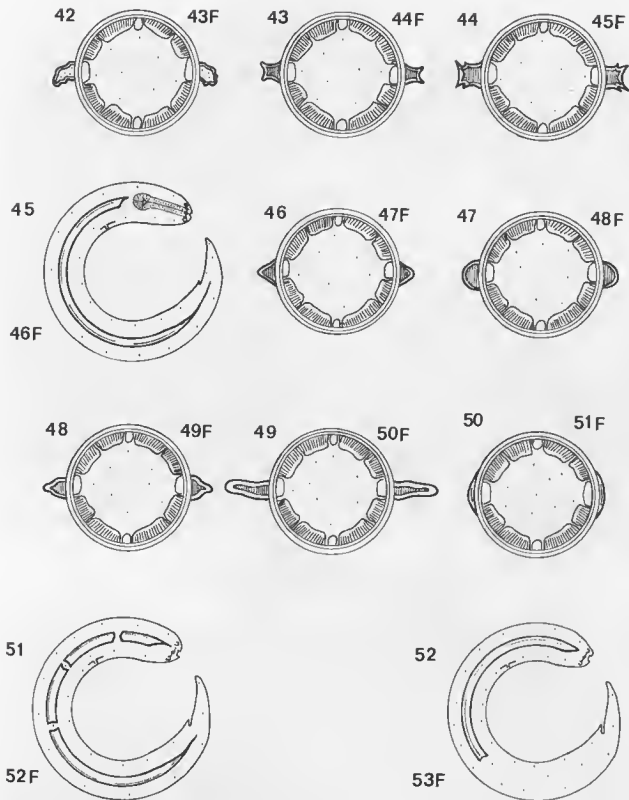


FIG. 7. — Définition des variables logiques : 42 à 52 — 43F à 53F.

Ailes latérales : 42-43F, non soutenues par un squelette chitinoïde ; 43-44F, dédoublées une fois ; 44-45F, dédoublées deux fois ; 45-46F, prenant naissance en arrière du bulbe œsophagien ; 46-47F, section transversale triangulaire ; 47-48F, section transversale arrondie ; 48-49F, bien développées ; 49-50F, hypertrophiées ; 50-51F, atrophiées ou peu développées ; 51-52F, discontinues ; 52-53F, interrompues au milieu du corps.

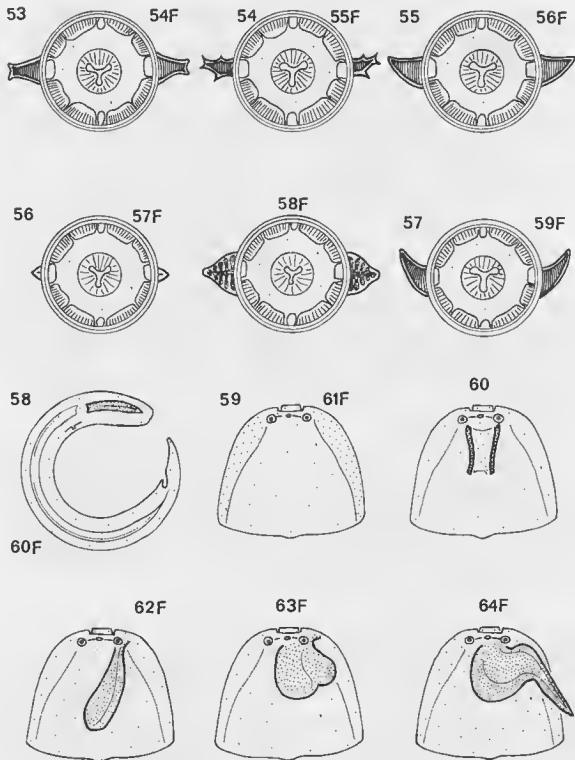


FIG. 8. — Définition des variables logiques : 53 à 60 — 54F à 64F.

Ailes cervicales : 53-54F, dédoublées une fois ; 54-55F, dédoublées deux fois ; 55-56F, hypertrophiques ; 56-57F, atrophiées ou peu développées ; 58F, ornementées ; 57-59F, orientées dorsalement ; 58-60F, en discontinuité avec l'aile latérale correspondante. *Différenciations de la cuticule céphalique* : 59-61F, cuticule céphalique épaissie ; 60, plis céphaliques rudimentaires ; 62F, pli céphalique latéral simple ; 63F, pli céphalique latéral formant un oreillon ; 64F, pli céphalique latéral formant une corne.

c'est toujours l'aile latérale de la femelle qui paraît la plus différenciée.

Différents types morphologiques sont représentés sur la figure 7. Le plus souvent chacune des ailes latérales est constituée par une crête simple, semi rigide et dont la forme et le développement varient selon les espèces (45-46F à 52-53F). L'absence du squelette chitinoïde qui soutient l'aile latérale et lui donne sa rigidité (42-43F) peut être interprétée comme un début de régression. Exceptionnellement l'évolution de cet organe peut se traduire non par une régression mais par une complication (43-44F et 44-45F).

Ailes cervicales

(fig. 8)

Elles correspondent à la différenciation des ailes latérales dans la région cervicale, c'est-à-dire dans la région parcourue par l'œsophage. Cette différenciation se traduit le plus souvent par une complication (53-54F et 54-55F), une hypertrophie (55-56F), l'apparition d'une ornementation (58F) ou d'une orientation (57-59F). Plus rarement les ailes cervicales peuvent s'atrophier (56-57F).

Plis céphaliques

(fig. 8, 9 et 10)

Ce sont des néoformations qui apparaissent plusieurs fois de façon indépendante chez les *Oxyrida* puisqu'on peut les observer non seulement chez certains Syphaciinae, mais également chez certains oxyures de Primates (HUGOT, 1985 c). Lorsque ces néoformations existent on observe presque toujours un dimorphisme sexuel

très marqué : les plis céphaliques des femelles sont en général beaucoup plus différenciés que ceux des mâles.

L'apparition des plis céphaliques résulte d'une différenciation de l'aile cervicale immédiatement en arrière des papilles céphaliques et de l'amphide correspondante, précédée par un dédoublement de cette aile et par un épaississement de la cuticule. On peut y reconnaître trois étapes :

(i) migration dorsale de la cuticule céphalique accompagnée par une différenciation de la musculature sous-jacente et entraînant, (ii) une déformation du plateau céphalique qui s'incurve dorsalement, — (iii) apparition chez les formes les plus différenciées de véritables cornes cuticulaires orientées dorsalement et postérieurement. La partie postérieure de l'aile cervicale peut, soit subir une évolution comparable, soit régresser et disparaître.

Les différents types morphologiques qui correspondent aux variables sont représentés sur les figures 8 et 9 (59-61F à 61-66F). La fig. 10 propose une interprétation de l'évolution progressive de ces structures.

Autres différenciations

(fig. 9)

Elles sont propres à certaines espèces ou à certains groupes d'espèces. On peut distinguer :

l'apparition d'une ornementation associée aux terminaisons nerveuses de la ligne latérale, amphides (62 et 67F) ou dérides (63-68F à 70F),

différents autres types d'ornementations observés dans la région céphalique (65-71F à 67-72F).

ORGANES GÉNITAUX MÂLES

Papilles génitales

(fig. 11 et 12)

Chez les Syphaciinae l'arrangement des papilles génitales se fait selon un plan général constant qui donne à la région du cloaque une allure caractéristique : — 1°, l'ouverture cloacale est entourée, — (i) par deux paires de papilles cloacales antérieures sessiles et toujours bien développées,

(ii) dans certains groupes seulement par une

une paire de papilles cloacales postérieures d'aspect vestigial et plus ou moins rapprochées de la ligne médio-ventrale ; — 2°, postérieurement la pointe caudale, toujours bien développée, est encadrée par une paire de papilles caudales portées par des pédoncules plus ou moins développés, à la base desquels se situent les orifices des phasmides. Dans ce groupe l'évolution est caractérisée par : — une tendance à la réduction du nombre des papilles génitales : les papilles

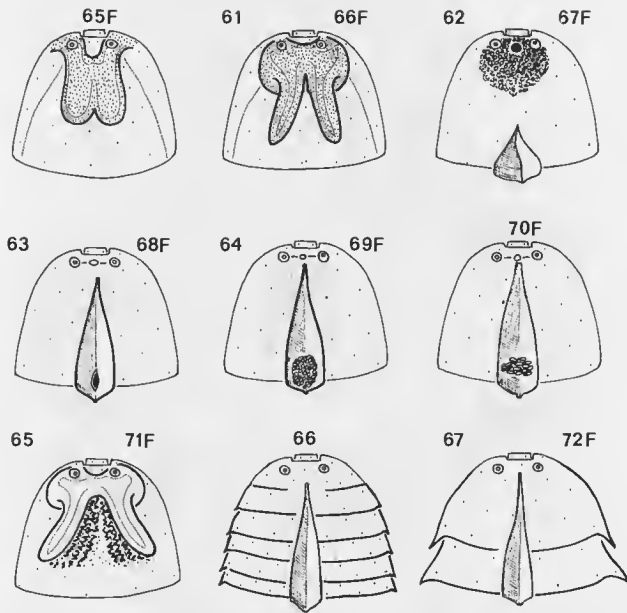


FIG. 9. — Définition des variables logiques : 61 à 67 — 65F à 72F.

Différenciations de la cuticule céphalique (suite) : 65F, pli céphalique dorsal formant un orcilion ; 61-66F, pli céphalique dorsal formant une corne ; *Autres différenciations cuticulaires* : 62-67F, amphides ornementées ; 63-68F, deirides apparentes ; 64-69F, deirides ornementées type *Syphabulea* ; 70F, deirides ornementées type *Syphacia* ; 65-71F, ornementation à la base des plis céphaliques ; 66, recouvrement des stries transversales cervicales ; 67-72F, recouvrement des stries transversales cervicales dessinant une ornementation cervicale.

cloacales postérieures, bien développées chez la plupart des autres Oxyurida sont vestigiales chez les Syphacinae les plus primitifs et disparaissent complètement chez les espèces les plus évoluées ;

— par un regroupement des papilles cloacales : chez les autres Oxyurida ces papilles, qui sont

portées par des pédoncules bien développés, se trouvent plus écartées de l'ouverture du cloaque.

Cette évolution peut être expliquée selon le modèle proposé par CHABAUD & PETTER (1961) pour rendre compte de l'évolution des papilles génitales chez les Nématodes Phasmidiens para-

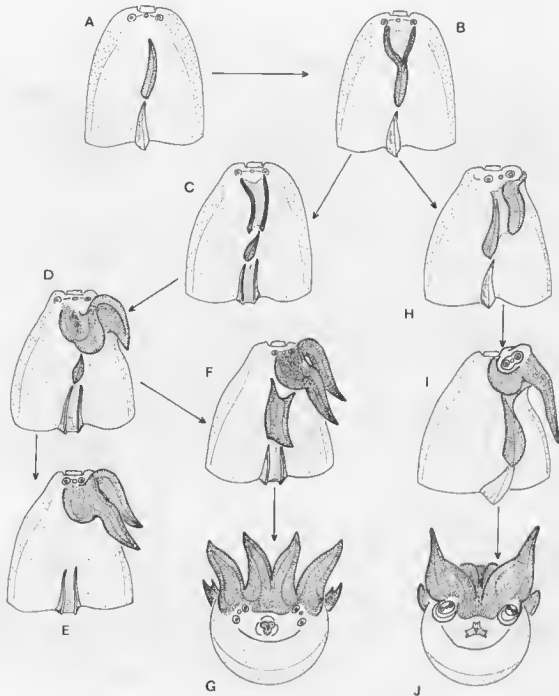


FIG. 10. Différenciation des plis céphaliques.

Chez les Syphacinae le développement des plis céphaliques est un caractère de la tribu des Acanthoxyurini. On peut y reconnaître deux modalités évolutives, l'une (de A à G), caractérise les parasites d'Anomaluridae (genres *Acanthoxyurus*, *Zenkoxyuris* et *Iduoxysuris*), l'autre (de A à J), caractérise le parasite de Thryonomiidae (genre *Petronema*). La reconnaissance d'un type évolutif particulier est l'un des arguments qui nous permettent de proposer la création d'un genre pour *Petronema* qui avait primitivement été décrit comme un sous-genre d'*Acanthoxyurus*.

De A à G : en A, la cuticule céphalique est épaisse, l'aile cervicale (en pointillés) et l'aile latérale (en grise), sont séparées par un hiatus ; ce type morphologique que l'on peut considérer comme primitif, est rencontré chez *Zenkoxyuris*, *Iduoxysuris* et la femelle d'*Acanthoxyurus anacanthos*. En B, l'aile cervicale se dédouble dans sa partie antérieure - type morphologique rencontré chez les mâles du genre *Acanthoxyurus*. De C à G, évolution rencontrée chez toutes les femelles du genre *Acanthoxyurus* (à l'exception d'*A. anacanthos*) : en C, la partie antérieure dédoublée de l'aile cervicale se sépare de sa partie postérieure non dédoublée, les deux segments vont continuer à évoluer séparément : les deux crêtes issues du segment antérieur migrent dorsalement, entraînant une déformation du plateau céphalique, puis ces crêtes s'hypertrophient donnant naissance aux plis (D), puis aux cornes céphaliques (E, F ou G) ; le segment postérieur de l'aile cervicale peut, soit rester simple (C et D), soit s'atrophier et disparaître (E), soit encore se dédoubler à son tour, s'hypertrophier et s'orienter dorsalement (F et G).

De H à J : évolution de type *Petronema* ; la disposition figurée en I et J est celle observée chez les mâles et les femelles du genre, celle figurée en H représente une forme hypothétique plus primitive. L'aile cervicale se dédouble ici sur toute sa longueur (H) ; les deux crêtes, issues de ce dédoublement migrent dorsalement comme dans le cas précédent, mais seule la crête la plus dorsale va s'hypertrophier et donner naissance à une corne céphalique (I et J) ; la déformation du plateau céphalique, beaucoup plus accentuée, entraîne le regroupement latéral des terminaisons nerveuses qui semblent être portées par un même pédoncule. Enfin chez *Petronema* l'aile latérale ne se dédouble pas.

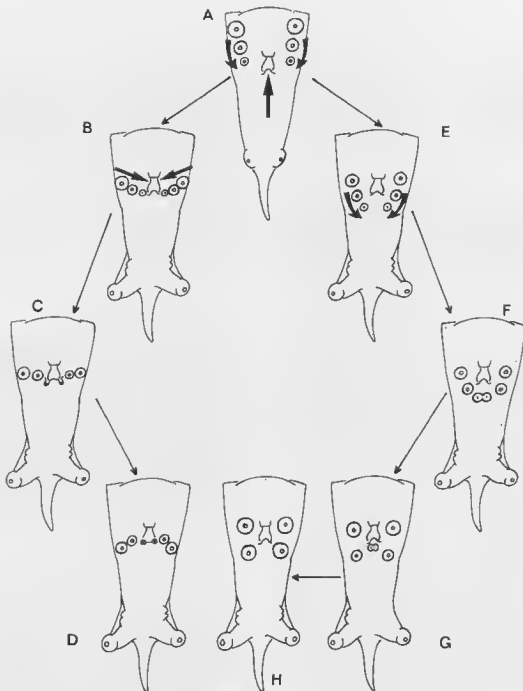


FIG. 11. — Évolution de la disposition des papilles génitales des mâles.

Sur les schémas la région caudale du mâle, représentée en vue ventrale, est supposée sectionnée en avant du cloaque. L'ouverture cloacale est entourée par les papilles cloacales; postérieurement les papilles caudales pédonculées encadrent la pointe caudale. Les différents types morphologiques décrits chez les Syphacinae peuvent être interprétés et ordonnés en morphocline selon le modèle proposé par CHABAUD & PÉTER (1961) pour expliquer l'évolution des papilles génitales chez l'ensemble des Nématodes Phasmidiens parasites; tout se passe comme si la cuticule post-cloacale s'invaginait progressivement à l'intérieur de l'ouverture du cloaque, entraînant, — (i) un raccourcissement progressif de la queue dans les différentes lignées, s'accompagnant du développement progressif des pédoncles latéraux, — (ii) une migration apparente des papilles cloacales, qui semble se déplacer à la fois vers l'arrière et vers la ligne ventrale. Chez les Syphacinae l'importance relative des deux composants de ce mouvement semble varier selon que dans leur position initiale les papilles sont, soit plus dorsales: elles semblent alors se déplacer plutôt vers l'arrière, soit plus ventrales: elles semblent alors se déplacer plutôt vers la ligne ventrale.

Deux types évolutifs peuvent être distingués à partir du type primitif hypothétique représenté en A; — 1) de B à D, la composante latéro-médiane domine le mouvement migratoire des papilles cloacales, qui, d'un même côté du corps paraissent donc toujours plus ou moins alignées (le type B peut être observé chez *Protozoophaga*, le type C chez *Wellcomia* et les mâles *Helminthoxyis* les moins évolués, le type D chez les mâles *Helminthoxyis* les plus évolués); — 2) de E à H, la composante antéro-postérieure domine le début du mouvement migratoire, les papilles cloacales semblent donc entraînées vers la pointe caudale; les papilles cloacales principales prennent une disposition en « carré », les papilles accessoires vont fusionner sur la ligne ventrale avant de disparaître à l'intérieur du cloaque (le type E est observé chez *Hilgertia*, le type F chez *Heteromyoxyuris*, le type G chez *Passalurus* et *Rauschtneria*, le type H chez *Sypharista*, *Syphatineria*, *Syphabulea*, *Syphacia*, *Acanthoxyuris*, *Petronema*, *Zenkoxyuris* et *Idluoxyuris*).

sites (voir la fig. 11). Les états de caractères leur correspondant sont représentés sur la figure 12 (68 à 73).

Ouverture cloacale

(fig. 12)

La cuticule qui entoure l'ouverture cloacale peut porter des différenciations propres à certaines espèces ou à certains groupes d'espèces : présence d'une languette sur la lèvres antérieure (74), présence de pédoncules latéraux (75), présence de plis ventraux post-cloacaux (76 et 77).

Pointe caudale

(fig. 12)

La pointe caudale plus ou moins développée existe toujours chez les Syphaciinae. Les variations relatives de sa longueur n'ont pas de valeur à l'échelle de l'ensemble du groupe mais peuvent caractériser des espèces ou de petits groupes d'espèces : variables qualitatives 78 et 79, variables quantitatives 126 à 129.

Ballasts

(fig. 14)

Nous désignons sous ce nom des enflures plus ou moins turgescents de la cuticule des mâles présentes dans la région postérieure du corps chez certaines espèces et dont le rôle semble être d'assurer une meilleure adhérence de la cuticule ventrale des mâles avec celle de la femelle au cours de l'accouplement. On peut distinguer les types suivants : 80, unique, latéral, ante-cloacal ; 81, doubles, latéraux, ante-cloacaux ; 82, doubles, post-cloacaux, ventraux ; 83, doubles, post-cloacaux, latéraux.

Gubernaculum

(fig. 13, 14 et 15)

Chez les Syphaciinae l'évolution de cet organe est caractérisée par l'apparition d'un « crochet accessoire » chez les espèces les plus évoluées. Le crochet accessoire est une néoformation dont l'apparition résulte de la sclérotisation progressive de la lèvres postérieure du cloaque en relation avec la différenciation d'une musculature propre à cet organe et se présente donc comme une

pièce chitinoïde articulée dorsalement avec le gubernaculum proprement dit. Chez certaines espèces cette évolution de la lèvres du cloaque est accompagnée par l'apparition à sa surface d'une ornementation rugueuse. Les différents types morphologiques rencontrés dans la sous-famille peuvent être ordonnés en morphocline (voir fig. 13). On peut distinguer (fig. 14 et 15) les états de caractères suivants : corps du gubernaculum plus ou moins développé (84 à 87), crochet accessoire plus ou moins développé (88 à 93), différents types d'ornementation du crochet accessoire (94 à 101).

Spicule

(fig. 15)

Chez les Nématodes il existe primitivement deux spicules. Chez les Oxyurida le spicule est unique et peut dans certains cas disparaître. Chez les Syphaciinae la présence d'un spicule unique est constante ; sa morphologie est peu variable à l'exception des quelques particularités qui servent à décrire les états de caractères 102 à 105, et des variations de sa longueur (variables quantitatives 130 et 131). Aucun de ces caractères n'a de valeur à l'échelle de l'ensemble du groupe, mais ils peuvent caractériser des espèces ou des groupes d'espèces.

Area rugosa

(fig. 15, 16, 17 et 18)

Chez les Syphaciinae les mâles portent sur la cuticule ventrale, une ornementation plus ou moins différenciée dont la fonction est de faciliter l'accrochage du mâle et de la femelle, au cours de l'accouplement. Deux types morphologiques fondamentaux peuvent être reconnus : — un système de sillons transversaux ventraux, — un système de plis pectinés longitudinaux.

— 1°, le système des sillons transversaux est connu dans différents groupes chez les Oxyurida ; ce type d'ornementation est donc probablement apparu plusieurs fois parallèlement ; chez les Syphaciinae son évolution se traduit, (i) par l'apparition de petits reliefs cuticulaires en forme d'épine au fond des sillons, (ii) par le regroupement des sillons au niveau de sites cuticulaires privilégiés, les « mamelons », au nombre de un à trois selon les groupes et selon les espèces.

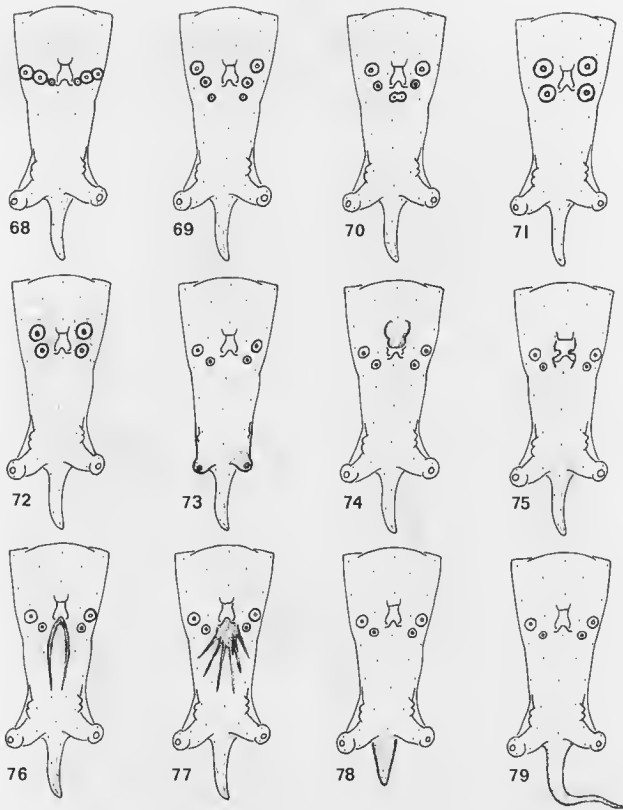


FIG. 12. — Définition des variables logiques : 68 à 79.

Papilles génitales : 68, papilles cloacales accessoires alignées avec les papilles cloacales principales ; 69, papilles cloacales accessoires déportées en arrière du cloaque ; 70, papilles cloacales accessoires fusionnées sur la ligne médio-ventrale ; 71, papilles cloacales principales disposées en « carré » ; 72, papilles cloacales principales portées par des plaques chitinoïdes ; 73, pédoncules des papilles caudales peu développés. *Ornementation de l'ouverture cloacale* : 74, languette sur la lèvre antérieure ; 75, pédoncules latéraux présents ; 76, deux plus ventraux post-cloacaux ; 77, nombreux plus ventraux post-cloacaux disposés en éventail. *Pointe caudale* : 78, conique ; 79, effilée.

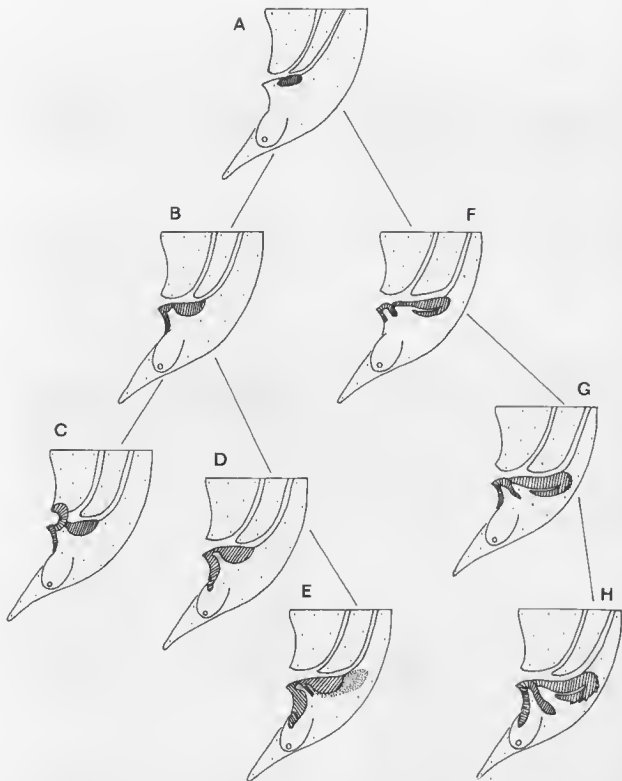


FIG. 13. — Évolution du gubernaculum chez les mâles.

Sur les illustrations l'extrémité caudale du mâle est représentée en vue latérale gauche. Les différents types morphologiques observés dans la sous-famille peuvent être interprétés selon le schéma évolutif suivant : — A, gubernaculum peu développé, crochet accessoire absent (type rencontré chez *Protozoophaga* et *Heteromyoxuris*). À partir de ce type que nous considérons comme primitif on peut distinguer :

- 1) de F à H, un type évolutif caractérisé par (i) un allongement du corps du gubernaculum dont la forme est celle d'un épingle à cheveux (ii) par l'apparition d'un crochet accessoire dédoublé qui prend l'aspect d'un fer à cheval ; selon le développement du crochet accessoire on distingue : F, crochet accessoire rudimentaire (type *Hilgeria*), G, crochet accessoire bien développé (type *Sypharista*, *Syphatineria*, *Syphabulea*, *Syphacta*, *Petronema*), H, crochet accessoire dédoublé hypertrophé (type *Acanthoxyurus*, *Zenoxoxyuris*, *Idiooxyuris*).
- 2) de B à E, un type évolutif caractérisé par (i) un développement différent du corps du gubernaculum qui reste globuleux (ii) par l'apparition d'un crochet accessoire qui ne se dédouble pas ; on distingue : B, crochet accessoire et gubernaculum peu développés (type *Rauschineria*), C, crochet accessoire annulaire (type *Passalurus*), D, crochet accessoire simple hypertrophé (type *Helminthoxys* peu évolué et *Wellcomia*), E, crochet accessoire simple hypertrophé plus pointe dorsale, gubernaculum constitué par un rayon chitinoïde dense, enveloppé et allongé dorsalement par une masse chitinoïde translucide (type *Helminthoxys* évolué).

En E et H des formes et un développement équivalents des organes sont réalisés par convergence.

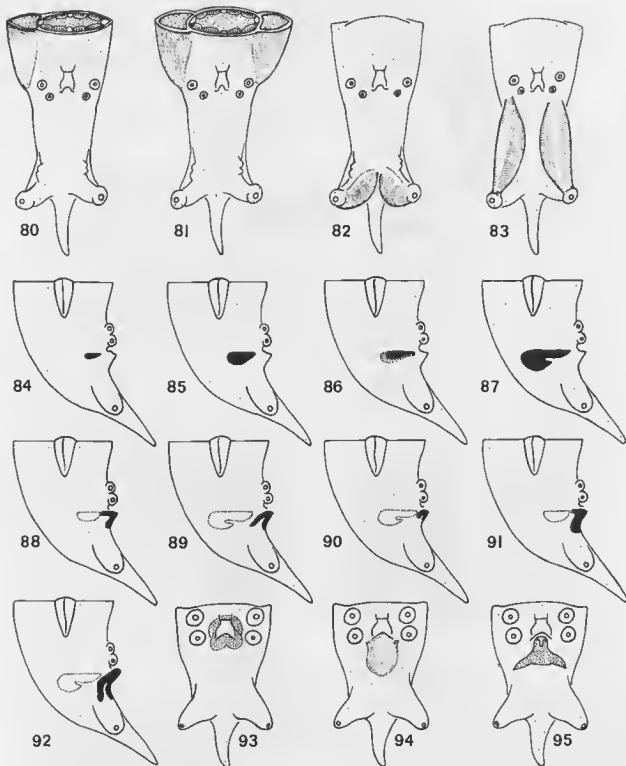


FIG. 14. — Définition des variables logiques : 80 à 95.

Ballasts : 80, unique, latéral, ante-cloacal ; 81, doubles, latéraux, ante-cloacaux ; 82, post-cloacaux, ventraux ; 83, post-cloacaux, latéraux. **Corps du gubernaculum** : 84, rudimentaire ; 85, court et massif ; 86, allongé type *Helminthoxys* ; 87, allongé type *Syphacia*. **Crochet accessoire** : 88, simple ; 89, dédoublé type *Syphacia* ; 90, peu développé ; 91, simple hypertrophie ; 92, dédoublé hypertrophie ; 93, annulaire. **Ornementation du crochet accessoire** : 94, écusson post-cloacal à surface chagrinée ; 95, deux cornes latéro-ventrales.

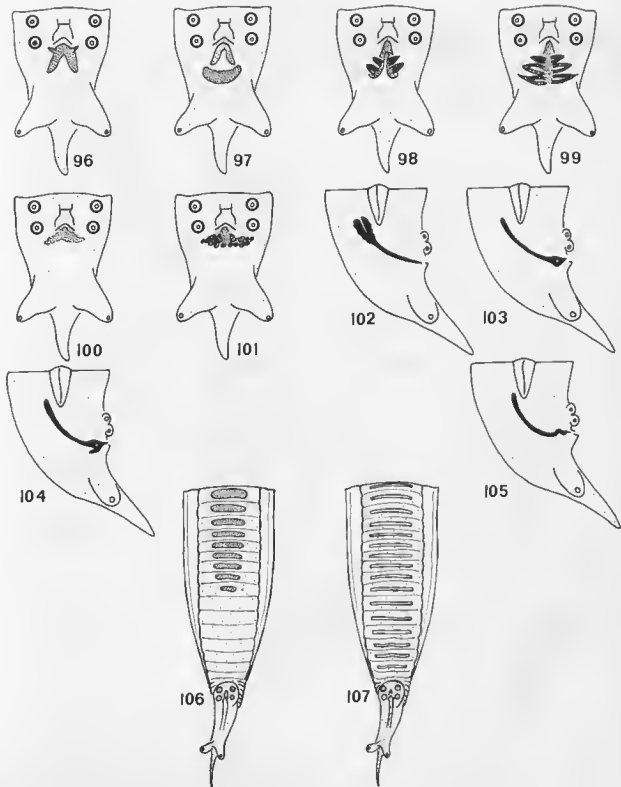


FIG. 15. — Définition des variables logiques : 96 à 107.

Ornementation du crochet accessoire (suite) : 96, deux petites pointes à l'apex ; 97, un bourrelet chitinoïde postérieur ; 98, pointes chitinoïdes sur les branches postérieures ; 99, gradient de taille des pointes chitinoïdes ; 100, bosselures sur les branches postérieures ; 101, écailles cuticulaires sur les branches postérieures. *Spicule* : 102, extrémité antérieure renforcée ; 103, pointe élargie en spatule ; 104, pointe élargie en spatule plus crochet dorsal ; 105, pointe lancéolée et sigmoïde. *Area rugosa* : 106, écailles sagittales ventrales ; 107, sillons transversaux ventraux simples.

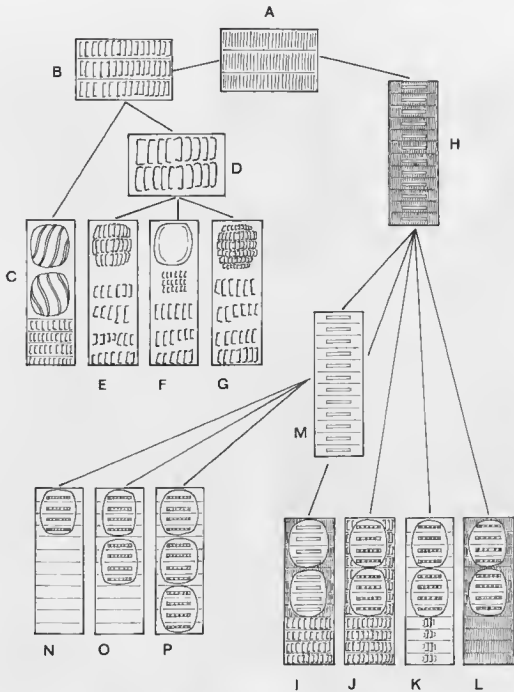


FIG. 16. — Évolution de l'areca rugosa chez les mâles.

A partir du type primitif hypothétique représenté en A, deux types évolutifs fondamentaux peuvent être distingués :

- 1) de H à L, la spécialisation se traduit par l'apparition de sillons transversaux régulièrement disposés au milieu des interstries ; en H, I, J, K et L les plis pectinés coexistent avec les sillons (H, type *Zenkoxyuris*, L, type *Rauschineria*) et peuvent (I, J et K, types *Petrometa*, *Acanthoxyuris* et *Iduoxyuris*, respectivement), donner des crêtes de type I, diversement arrangées avec les mamelons ; de M à P, les plis pectinés ont disparu, la spécialisation se traduit exclusivement par la différenciation des sillons transversaux : M, sillons simples (type *Passalurus*, *Helgeria*, *Heteramoxyuris*, *Sypharista* primitif) ; N, un seul mamelon (type *Sypharista*) ; O, deux mamelons (type *Sypharista*, *Syphatineria*, *Syphacia* primitif) ; P, trois mamelons (type *Sypharista*, *Syphatineria* et *Syphacia* évolués, *Syphahilea*).
- 2) de B à G, différenciation des plis pectinés sans apparition de sillons transversaux : B, la hauteur des plis augmente, ils se transforment en crêtes de type I (la striation transversale n'est pas modifiée) ; C, les crêtes de type I se développent uniquement dans la région ventrale postérieure, elles sont précédées par deux mamelons à « sécrétion » qui sont des néoformations (type *Helminthoxyis*) ; D, plusieurs rangées successives de crêtes fusionnent, donnant les crêtes de type II plus développées ; la striation transversale de la cuticule ventrale disparaît (type *Protozoophaga*) ; E à G, dans la partie antérieure de l'areca rugosa plusieurs rangées de crêtes deviennent contiguës et forment un « pseudo-mamelon » à six (G), ou à trois (E et F), rangées de crêtes (type *Welcomia*) ; secondairement en F, l'atrophie du pseudo-mamelon peut être compensée par l'apparition d'un « mamelon lisse », qui est une néoformation ; au niveau des rangées les plus postérieures la spécialisation se traduit par l'apparition de gradients de longueur et de hauteur des crêtes d'une même rangée.

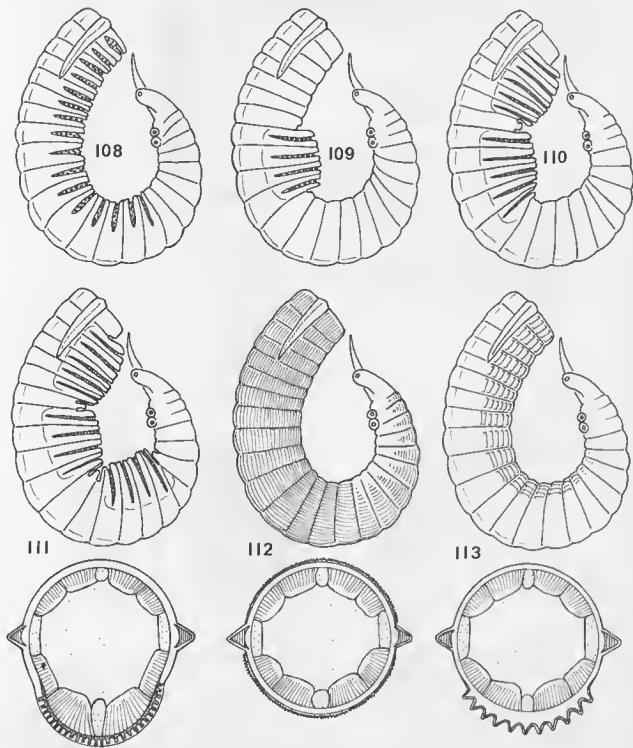


FIG. 17. — Définition des variables logiques : 108 à 113.

Area rugosa (suite) : 108, reliefs présents au fond des sillons transversaux ventraux ; 109, un mamelon type *Syphacia* ; 110, deux mamelons type *Syphacia* ; 111, trois mamelons type *Syphacia* ; 112, plus pectinés vestigiaux présents ; 113, crêtes pectinées de type I.

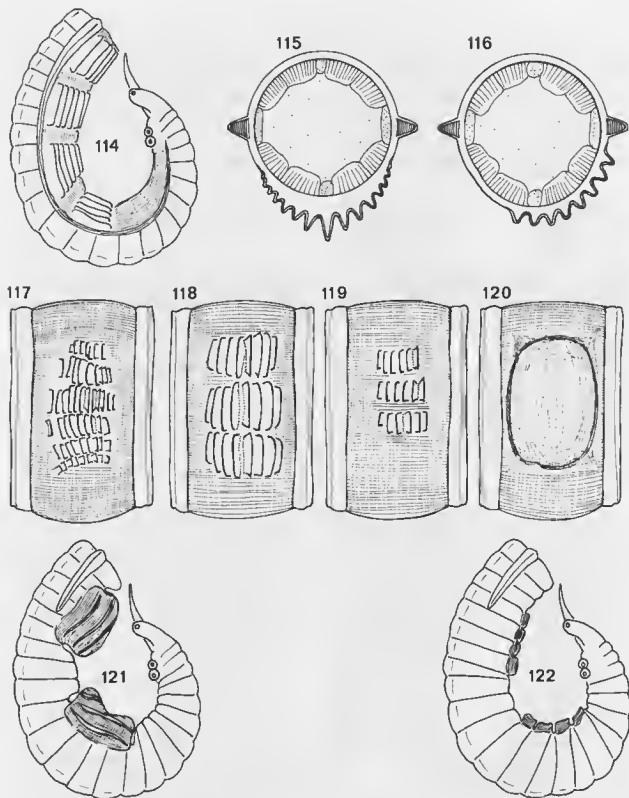


FIG. 18. — Définition des variables logiques : 114 à 122.

Area rugosa (suite) : 114, grandes crêtes pectinées de type II ; 115, gradient transversal de la hauteur des crêtes ; 116, dissymétrie des rangées de crêtes par rapport au plan sagittal ; 117, mamelon à six rangées de crêtes ; 118, mamelon à trois rangées de crêtes ; 119, mamelon à trois rangées de crêtes, atrophié ; 120, mamelon lisse ; 121, mamelons à « sécrétion » ; 122, présence de crêtes sagittales ventrales.

— 2°, le système des plis pectinés pourrait dériver d'une ornementation sans fonction sexuelle que l'on peut observer à l'état vestigial sur la cuticule dorsale et ventrale des larves et des adultes des deux sexes chez certains Syphaciinae et que, dans notre interprétation, nous supposons avoir été présente chez tous les ancêtres du groupe ; au cours de l'évolution ces plis ont pu, — (i) soit se différencier au niveau de la cuticule

ventrale de certains mâles, — (ii) soit disparaître ; des mamelons peuvent également apparaître chez les espèces les plus évoluées appartenant à ce type, soit par un arrangement particulier des rangées de crêtes, soit par neoformations.

Les hypothèses concernant l'évolution de ces structures sont représentées sur la figure 16. Les différents états de caractères leur correspondant sur les figures 15, 17 et 18.

ORGANES GÉNITAUX FEMELLES

(fig. 19 et 20)

Chez les Syphaciinae la disposition de l'appareil génital est typiquement la suivante (fig. 1) : — 1°, la vulve est située dans le tiers antérieur du corps ; — 2°, l'ovjecteur qui lui fait suite est constitué par, — (i) un vagin cuticulaire qui se retourne en doigt de gant à l'extérieur du corps après l'accouplement, — (ii) un vagin musculaire plus ou moins développé, dirigé vers l'arrière ou formant une anse vers l'avant, lui-même prolongé par, — (iii) un vagin utérin (ou trompe utérine), long, dirigé d'avant en arrière et dans

lequel s'accumulent les œufs avant la ponte ;

3°, dans la partie postérieure du corps le vagin utérin s'abouche avec deux utérus longs, flexueux et dirigés d'arrière en avant ; — 4°, dans la région antérieure chacun de ces utérus se prolonge par un oviducte contourné dont une portion est différenciée en spermathèque ; — 5°, les ovaires sont allongés et volumineux.

Les états de caractères correspondant à ces différents organes sont représentés sur les figures 19 et 20.

ŒUFS

(fig. 21)

Chez la très grande majorité des Oxyurida parasites de Vertébrés les œufs sont ovales ou sub-sphériques et non operculés et nous considérons ce type morphologique comme primitif dans le groupe. Chez les Syphaciinae l'évolution de la morphologie des œufs se traduit : — par

leur allongement, — par l'apparition d'une dissymétrie (l'une des faces tend à devenir concave), — par l'apparition d'un opercule qui peut être polaire ou latéral et plus ou moins développé. Les variables qualitatives sont représentées sur la figure 21 (85F à 89F).

CARACTÈRES QUANTITATIFS

CARACTÈRES UTILISÉS

Longueur relative de l'œsophage

Chez les Syphaciinae l'œsophage est plus ou moins long selon les groupes. Cette caractéristique peut être mesurée par le rapport de la longueur de l'œsophage à celle du corps diminué de la longueur de la queue (dont les variations

intra-spécifiques peuvent être importantes). Ces mesures sont faites chez le mâle ; chez les femelles les proportions sont semblables mais moins facile à comparer du fait de leur croissance allométrique très marquée entre le moment de l'accouplement et celui de la ponte.

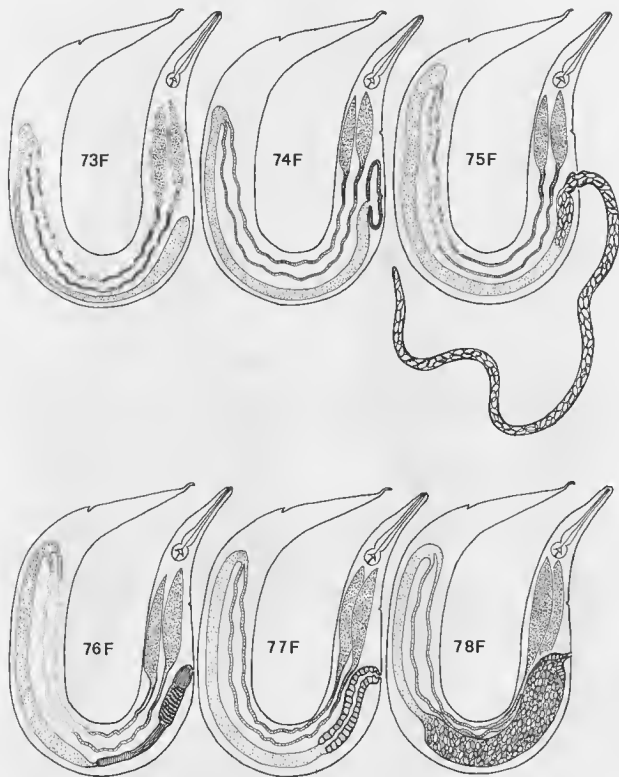


FIG. 19. — Définition des variables logiques : 73F à 78F.

Ovjecteur : 73F, vulve absente ; 74F, poche hypodermique présente ; 75F, tube de ponte présent ; 76F, ovjecteur subdivisé en plusieurs segments histologiquement distincts ; 77F, ovjecteur fortement musclé ; 78F, trompe utérine dilatée formant une chambre remplie d'un épais ciment.

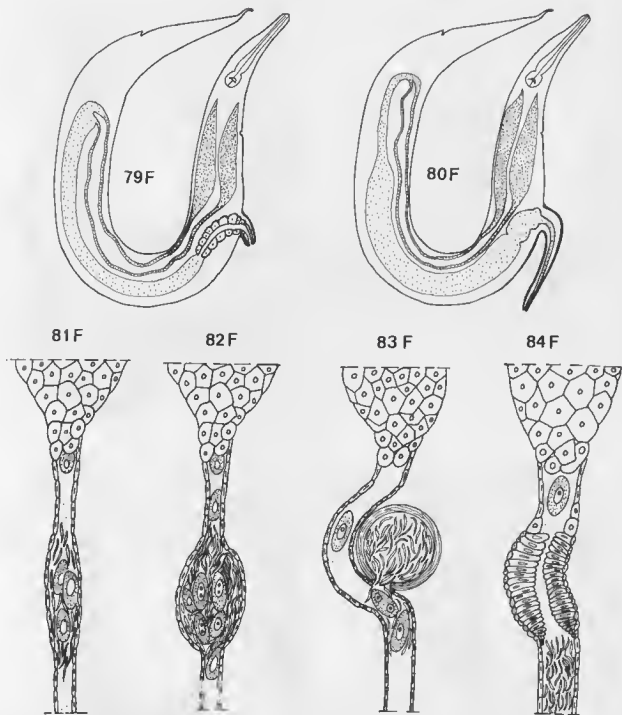


FIG. 20. — Définition des variables logiques : 79F à 84F.

Ovipositeur (suite) : 79F, vagin cuticulaire retourné ; 80F, vagin cuticulaire retourné formant une trompe. *Spermatheque* : 81F, peu différenciée type *Syphacini* ; 82F, ayant la forme d'une dilatation ampulsaire ; 83F, en dérivation type *Wellcomea* ; 84F, précédée d'une différenciation de l'oviducte type *Acanthoxyurus*.

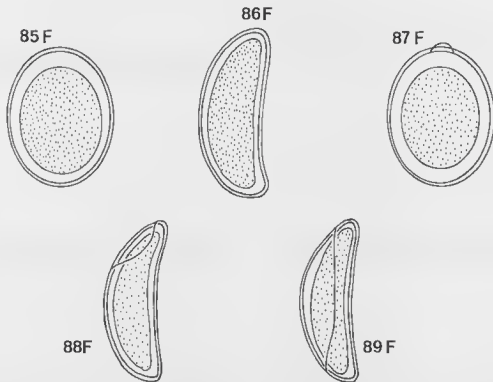


FIG. 21. — Définition des variables logiques : 85F à 89F.

Œufs : 85F, symétrique ; 86F, une face plane ou concave ; 87F, opercule polaire ; 88F, opercule latéral ; 89F, grand opercule latéral.

**Longueur relative de la pointe caudale
chez les mâles**

Cette mesure varie avec la longueur de la pointe caudale, mais également avec le raccourcissement progressif de la queue (voir p. 51). Elle n'a donc pas de valeur à l'échelle de l'ensemble du groupe, mais permet de comparer des espèces étroitement apparentées par leurs autres caractères.

**Longueur relative du spicule
et du gubernaculum**

Cette mesure n'a pas de valeur à l'échelle de l'ensemble du groupe, mais permet de comparer des espèces étroitement apparentées par leurs autres caractères.

Rapport de la largeur à la longueur de l'œuf

Cette mesure varie avec l'allongement plus ou moins marqué de l'œuf chez les Syphaciinae.

LISTES DES VARIABLES

Mâles

- 123 longueur du corps — longueur de la queue / longueur de l'œsophage < 6
- 124 longueur du corps — longueur de la queue / longueur de l'œsophage $\geq 6 \leq 7$
- 125 longueur du corps — longueur de la queue / longueur de l'œsophage > 7
- 126 longueur de la queue — longueur de la pointe caudale / longueur de la queue > 0,6
- 127 longueur de la queue — longueur de la pointe caudale / longueur de la queue $\leq 0,6 > 0,4$
- 128 longueur de la queue — longueur de la pointe caudale / longueur de la queue < 0,4 > 0,11

129 longueur de la queue longueur de la
pointe caudale/longueur de la queue ≤ 0.11

130 longueur du spicule/longueur du gubernacu-
lum > 2

131 longueur du spicule/longueur du gubernacu-
lum ≤ 2

Femelles

90 F longueur de l'œuf/largeur de l'œuf < 2.5

91 F longueur de l'œuf/largeur de l'œuf ≥ 2.5

TAXONOMIE NUMÉRIQUE ET ZOOGÉOGRAPHIE

Nous exposons dans ce chapitre les résultats de l'analyse des données et leur discussion lorsqu'on les compare avec les facteurs zoogéo-

graphiques : position systématique, répartition géographique, paléontologie et écologie des hôtes.

PRÉSENTATION DES RÉSULTATS

Une quarantaine d'essais préliminaires nous ont permis d'utiliser l'analyse des données pour évaluer statistiquement la similitude des espèces parasites en fonction de l'ensemble des états de caractères (ou variables) définis au 2^e chapitre. Au cours de ces essais nous avons plusieurs fois modifié la définition des variables et (ou) la description des taxons. Nous avons également étudié séparément les mâles puis les femelles des espèces parasites. Les résultats que nous expo-

sons ci-dessous sont ceux d'une analyse factorielle des correspondances (AFC), puis d'une classification ascendante hiérarchique (CAH), réalisées à partir d'un tableau dans lequel, pour chaque espèce parasite, la description du mâle et celle de la femelle ont été mises bout à bout. Pour neuf des cent une espèces étudiées les spécimens de l'un des sexes étaient inconnus. Ces espèces n'ont par conséquent pas pu être utilisées pour cette dernière analyse.

UTILISATION DES INDICES COR ET CTR

Pour interpréter les résultats de l'analyse factorielle des correspondances, les programmes de la bibliothèque ADDAD fournissent des indices qui permettent de choisir les variables les plus représentatives. En effet un nuage de points admet un centre de gravité qui a pour coordonnées la valeur moyenne de chaque variable. A chaque point du nuage est associée une valeur : l'inertie, qui est fonction de son poids statistique et de la distance qui le sépare du centre gravité. L'inertie du nuage est par définition égale à la somme des inerties des points qui le composent. Or la projection sur un plan d'un nuage de points construit dans un espace multidimensionnel, s'ac-

compagne d'une distorsion ; l'inertie du nuage, qui exprime la dispersion des points, n'est donc que partiellement représentée dans ce plan. La valeur propre (ou inertie) d'un facteur (axe factoriel) exprime la part de l'inertie totale du nuage représentée sur ce facteur. Il est par conséquent nécessaire : — 1^o, de pouvoir choisir les axes définissant le plan de manière à minimiser la perte d'inertie ; — 2^o, de pouvoir évaluer pour chacun des axes : — (i) la contribution de chacun des points à l'inertie de cet axe, — (ii) inversement, pour chaque point, la part de son inertie propre représentée sur cet axe.

Indice COR

L'indice COR mesure la qualité de la représentation (de l'inertie) d'un point du nuage (espèce ou variable) sur un axe factoriel (un facteur). En effet on peut associer à chaque point un *vecteur propre* qui a pour origine le centre de gravité du nuage, donc l'origine des axes factoriels, et pour extrémité le point lui-même ; la projection d'un point (construit dans un espace multidimensionnel) dans un espace à deux dimensions (celui défini par les axes factoriels), entraîne une déformation du vecteur propre qui lui est associé ; c'est la mesure de cette déformation qui permet d'évaluer la qualité de la représentation du point sur chacun des deux axes considérés : on utilise pour cela le cosinus carré de l'angle formé par le vecteur et par chacun des axes. La mesure est exprimée en millièmes de telle manière que $COR = 1\ 000$ correspond à $\cos = 1$, donc à un angle nul et à une projection sans déformation, et $COR = 0$ correspond à $\cos = 0$, donc à un angle droit et à la plus mauvaise représentation possible.

Par conséquent, plus COR se rapproche de 1 000, meilleure est la représentation du point sur

l'axe considéré. Les valeurs de cet indice peuvent être cumulées et la qualité globale de la représentation d'un point dans le plan défini par deux axes factoriels, sera mesurée par la somme des COR de ce point sur chacun des axes.

Indice CTR

L'indice CTR mesure la contribution relative d'un point à la valeur propre de l'axe correspondant. Les valeurs de cet indice sont exprimées en millièmes de l'inertie totale de l'axe, c'est-à-dire que pour chaque série de points (variables ou espèces), et pour chaque axe, la somme des CTR est égale à 1 000. Pour l'ensemble des 222 variables, le CTR moyen est égal à $1\ 000/222 = 4,5$. Pour chacun des axes les variables que nous avons retenues ont toutes un CTR supérieur ou égal à deux fois le CTR moyen plus ou moins un. L'ensemble des variables retenues pour interpréter l'axe 1 représente 636 millièmes de l'inertie propre à cet axe. L'ensemble des variables retenues pour interpréter l'axe 2, représente 608 millièmes de l'inertie propre à cet axe.

Les valeurs respectives des indices COR et CTR, pour chacun des points variables retenus sont données par les tableaux 3 et 4.

TABLEAUX

Le tableau des données est reproduit en annexe. Les quatre-vingt-douze espèces utilisées, représentées par un sigle de quatre lettres (voir tableau 1), sont figurées en colonne. Les deux cent vingt-deux caractères (cent trente-et-un pour la description des mâles et quatre vingt onze signalés par un F pour les femelles) sont figurés en ligne.

Le tableau 2 représente les valeurs propres de chacun des facteurs de l'AFC. La valeur propre d'un facteur (ou axe factoriel) exprime la part de l'inertie du nuage qui y est représentée. Sur le tableau 2 elle est successivement donnée : en valeur exacte, en pourcentage, puis en pourcentage cumulé de l'inertie totale, enfin graphiquement sous forme d'un histogramme.

Les tableaux 3 et 4 donnent la définition des points « variables », le tableau 5 la définition des points « espèces ». Chaque tableau comporte dix-sept colonnes. La première colonne donne le numéro d'ordre de l'espèce ou de la variable. La

deuxième colonne (I1 ou J1) le sigle qui sert à la désigner. La troisième (QLT) la qualité globale de la représentation du point sur les quatre premiers facteurs. La quatrième (POID) donne le poids du point dans le tableau des données. La cinquième (INR) l'inertie propre du point exprimée en millième de l'inertie totale du nuage. Suivent quatre groupes de trois colonnes correspondants chacun à l'un des quatre facteurs retenus : la première colonne donne la coordonnée (# F) du point sur l'axe correspondant ; la seconde l'indice COR mesurant la qualité de la représentation de l'inertie du point sur l'axe correspondant ; la troisième l'indice CTR mesurant la contribution relative du point à l'inertie de l'axe.

Sur les tableaux 3 et 4 les points variables sont disposés dans l'ordre décroissant de leur CTR sur l'axe 1 (tableau 3) ou sur l'axe 2 (tableau 4), compte tenu du signe de leur coordonnée sur l'axe correspondant. C'est-à-dire que dans chaque tableau les points dont les coordonnées sont

TABLEAU 2. — Aide à l'interprétation de l'analyse des données : valeurs propres des facteurs.
Voir explications dans le texte.

VAL. PROPRE	POURCENT.	CUMUL.	HISTOGRAMME DES VALEURS PROPRES DE LA MATRICE
0.61751	13.967	13.967	*
0.37841	8.559	22.526	*
0.33439	7.563	30.090	*
0.29106	6.583	36.673	*
0.24924	5.637	42.311	*
0.24552	5.553	47.864	*
0.19730	4.463	52.327	*
0.18125	4.100	56.427	*
0.17163	3.882	60.309	*
0.16192	3.663	63.971	*
0.14302	3.235	67.206	*
0.12921	2.922	70.129	*
0.10419	2.357	72.485	*
0.09443	2.136	74.621	*
0.08811	1.993	76.614	*
0.07722	1.747	78.360	*
0.07273	1.645	80.005	*
0.06401	1.448	81.453	*
0.05997	1.357	82.810	*
0.05274	1.193	84.003	*
0.04955	1.121	85.124	*
0.04790	1.084	86.207	*
0.04197	0.949	87.157	*
0.03933	0.890	88.046	*
0.03743	0.847	88.893	*
0.03713	0.840	89.733	*
0.03500	0.792	90.524	*
0.03394	0.768	91.292	*
0.03054	0.691	91.983	*
0.02884	0.652	92.635	*
0.02566	0.580	93.215	*
0.02092	0.473	93.688	*
0.01978	0.447	94.136	*
0.01886	0.427	94.563	*
0.01720	0.389	94.952	*
0.01554	0.351	95.303	*
0.01465	0.331	95.634	*
0.01405	0.318	95.952	*
0.01294	0.293	96.245	*
0.01215	0.275	96.520	*
0.01153	0.261	96.780	*
0.01110	0.251	97.032	*
0.01085	0.245	97.277	*
0.01026	0.232	97.509	*
0.00906	0.205	97.714	*
0.00847	0.192	97.906	*
0.00780	0.177	98.082	*
0.00717	0.162	98.244	*
0.00689	0.156	98.400	*
0.00649	0.147	98.547	*
0.00618	0.140	98.687	*
0.00541	0.122	98.809	*
0.00531	0.120	98.929	*
0.00470	0.106	99.036	*

positives sont dans la partie supérieure du tableau et se lisent de haut en bas, les points des coordonnées sont négatives sont dans la partie inférieure du tableau et se lisent de bas en haut. Sur ces tableaux : seuls sont représentées

les variables qui nous ont servi à interpréter chacun des axes retenus ; c'est-à-dire celles qui ont à la fois un COR et un CTR élevés sur l'axe correspondant.

TABLEAU 3. - Aide à l'interprétation des points « variables » sur les quatre premiers facteurs dans l'ordre décroissant de leur contribution (CTR) au premier facteur.
Voir explications dans le texte.

	II	QLT	POID	INR	I # F	COR	CTR	2 # F	COR	CTR	3 # F	COR	CTR	4 # F	COR	CTR
4	4	842	4	4	1833	693	22	-673	93	5	516	55	3	69	1	0
135	4F	842	4	4	1833	693	22	-673	93	5	516	55	3	69	1	0
68	68	842	4	4	1833	693	22	-673	93	5	516	55	3	69	1	0
8	8	741	6	4	1485	732	21	-134	6	0	97	3	0	34	0	0
94	94	759	4	5	1838	642	21	-639	78	4	440	37	2	119	3	0
91	91	759	4	5	1838	642	21	-639	78	4	440	37	2	119	3	0
113	113	877	6	4	1404	751	20	-63	2	0	-120	6	0	557	118	7
139	8F	718	6	4	1373	704	20	-24	0	0	60	1	0	-183	12	1
84	84	812	6	4	1445	678	20	-36	0	0	271	24	1	-580	109	7
88	88	695	5	4	1524	624	19	-96	2	0	265	19	1	-430	50	3
85	85	695	5	4	1524	624	19	-96	2	0	265	19	1	-430	50	3
167	35F	929	9	3	1131	808	18	360	82	3	-220	31	1	-113	8	0
222	90F	670	6	4	1362	664	18	44	1	0	-6	0	0	129	6	0
34	34	929	9	3	1131	808	18	-360	82	3	-220	31	1	-113	8	0
173	41F	832	8	3	1118	705	17	375	79	3	-232	30	1	-173	17	1
150	19F	621	3	5	1833	525	17	-634	63	3	440	30	2	140	3	0
40	40	896	8	3	1109	741	17	411	102	4	-280	47	2	-97	6	0
125	125	636	6	4	1250	583	16	298	33	1	-140	7	0	-178	12	1
157	25F	712	2	4	1964	459	15	-1069	136	7	991	117	7	-26	0	0
149	18F	481	3	4	1612	437	14	-358	22	1	351	21	1	-101	2	0
18	18	521	3	4	1719	456	14	-495	38	2	415	27	2	82	1	0
24	24	704	2	4	2007	417	13	-1204	150	8	1149	137	8	-43	0	0
19	19	445	2	5	1844	365	13	-676	49	3	517	29	2	157	3	0
114	114	707	2	5	2068	374	12	-1383	167	9	1373	165	10	-89	1	0
215	83F	707	2	5	2068	374	12	-1383	167	9	1373	165	10	-89	1	0
29	29	707	2	5	2068	374	12	-1383	167	9	1373	165	10	-89	1	0
162	30F	589	2	4	1875	370	12	-1030	112	6	1012	108	6	-18	0	0
116	116	707	2	5	2068	374	12	-1383	167	9	1373	165	10	-89	1	0
210	78F	707	2	5	2068	374	12	-1383	167	9	1373	165	10	-89	1	0
5	5	628	1	4	2129	339	11	-1435	154	8	1346	135	8	10	0	0
121	121	284	2	5	1656	277	10	-141	2	0	-127	2	0	188	4	0
136	5F	440	3	4	1533	350	10	-425	27	1	231	8	0	610	55	3
71	71	923	23	1	-472	889	8	13	1	0	-78	24	0	-47	9	0
220	88F	544	17	3	-555	395	8	-327	137	5	0	0	0	-100	13	1
9	9	843	23	1	-472	830	8	-28	3	0	-51	10	0	-7	0	0
140	9F	834	22	1	-485	820	8	-40	6	0	-49	8	0	-9	0	0
108	108	809	21	2	-556	782	10	-96	23	1	-34	3	0	14	1	0
223	91F	778	21	2	-534	719	10	-129	42	1	18	1	0	-73	14	0
123	123	468	14	3	-675	419	10	-130	15	1	189	33	1	-41	2	0
87	87	909	21	2	-557	828	11	-107	30	1	-59	9	0	124	41	1
111	111	653	13	4	-716	370	11	-595	256	12	-180	23	1	-72	4	0
89	89	952	18	3	-728	786	16	-310	143	5	126	23	1	11	0	0
213	81F	952	18	3	-728	786	16	-310	143	5	126	23	1	11	0	0
					1000		1000		1000			1000			1000	

TABLEAU 4. — Aide à l'interprétation des points « variables » sur les quatre premiers facteurs dans l'ordre décroissant de leur contribution (CTR) au deuxième facteur.
Voir explications dans le texte.

	11	QLT	POID	INR	1 # F	COR	CTR	2 # F	COR	CTR	3 # F	COR	CTR	4 # F	COR	CTR
43	43	314	5	4	-248	16	0	1029	277	14	278	20	1	-23	0	0
176	44F	314	5	4	-256	17	1	1022	274	14	294	23	1	8	0	0
53	53	539	2	4	489	34	1	1439	295	13	-1165	193	9	343	17	1
35	35	588	6	4	-165	8	0	900	252	13	624	121	7	-154	6	0
209	77F	562	4	4	595	88	3	1033	266	12	-899	201	11	11	206	4
52	52	334	2	4	433	18	1	1568	234	11	-713	48	3	-594	34	2
69	69	655	2	5	470	24	1	1355	197	11	-302	10	1	-1990	424	32
214	82F	655	2	5	470	24	1	1355	197	11	-302	10	1	-1990	424	32
142	111F	438	5	5	-533	67	2	883	184	10	832	163	10	-316	24	2
70	70	550	2	5	541	23	1	1450	168	10	-299	7	0	-2095	352	26
107	107	339	2	5	394	17	1	1280	182	10	-500	28	2	-998	111	8
72	72	550	2	5	541	23	1	1450	168	10	-299	7	0	-2095	352	26
16	16	505	1	5	379	8	0	1698	161	9	-323	6	0	-2430	330	24
147	16F	505	1	5	379	8	0	1696	161	9	-323	6	0	-2430	330	24
46	46	404	15	3	9	0	0	466	283	9	236	73	2	194	49	2
21	21	263	4	4	53	1	0	880	178	9	-474	52	3	373	32	2
193	61F	822	2	4	562	45	1	1174	195	9	-1427	288	14	-1445	295	17
168	36F	465	4	5	86	2	0	899	167	9	277	16	1	-1163	280	20
186	54F	363	1	4	508	13	0	1940	187	9	-688	24	1	-1677	140	8
184	52F	363	1	4	508	13	0	1940	187	9	-688	24	1	-1677	140	8
205	73F	518	1	4	499	8	0	2321	175	8	-334	4	0	-3185	331	20
206	74F	518	1	4	499	8	0	2321	175	8	-334	4	0	-3185	331	20
93	93	518	1	4	499	8	0	2321	175	8	-334	4	0	-3185	331	20
160	28F	518	1	4	499	8	0	2321	175	8	-334	4	0	-3185	331	20
207	75F	518	1	4	499	8	0	2321	175	8	-334	4	0	-3185	331	20
1	1	781	13	3	-452	179	4	488	209	8	670	392	17	-37	1	0
58	58	518	1	4	499	8	0	2321	175	8	-334	4	0	-3185	331	20
51	51	518	1	4	499	8	0	2321	175	8	-334	4	0	-3185	331	20
27	27	518	1	4	499	8	0	2321	175	8	-334	4	0	-3185	331	20
11	11	655	10	4	-558	173	5	557	172	8	744	308	16	52	2	0
24	24	704	2	4	2007	417	13	-1204	150	8	1149	137	8	-43	0	0
5	5F	628	1	4	2129	339	11	-1435	154	8	1346	135	8	10	0	1
170	38F	480	17	3	-340	174	3	-418	263	8	-125	24	1	114	20	1
114	114	707	2	5	2068	374	12	-1383	167	9	1373	165	10	-89	1	0
190	58F	278	2	7	715	31	1	-1425	123	9	-1264	97	8	-673	27	3
215	83F	707	2	5	2068	374	12	-1383	167	9	1373	165	10	-89	1	0
116	116	707	2	5	2068	374	12	-1383	167	9	1373	165	10	-89	1	0
210	78F	707	2	5	2068	374	12	-1383	167	9	1373	165	10	-89	1	0
29	29	707	2	5	2068	374	12	-1383	167	9	1373	165	10	-89	1	0
101	101	288	2	6	-753	36	2	-1465	135	10	-1186	89	7	-681	29	3
37	37	518	16	3	-304	114	2	-506	313	11	-216	57	2	-72	4	0
111	111	653	13	4	-716	370	11	-595	256	12	-180	23	1	-707	43	4
202	70F	417	2	6	-739	47	2	-1489	191	14	-1255	136	11	-161	33	1
180	48F	494	16	3	-48	3	0	-582	436	14	-131	22	1	-708	43	4
63	63	464	3	6	-743	54	2	-1480	213	15	-1236	149	12	-708	49	5
100	100	521	4	6	-716	79	3	-1231	235	16	-1007	157	12	-563	49	4
47	47	538	14	4	-252	56	1	-697	426	18	-143	187	1	-201	36	2
78	78	456	4	6	-152	4	0	-1398	322	21	-670	74	5	-587	57	5
42	42	865	7	6	-686	130	5	-1202	400	27	-977	265	20	-504	70	6
146	15F	865	7	6	-686	130	5	-1202	400	27	-977	265	20	-504	70	6
175	43F	865	7	6	-686	130	5	-1202	400	27	-977	265	20	-504	70	6
15	15	865	7	6	-686	130	5	-1202	400	27	-977	265	20	-504	70	6
					1000			1000			1000			1000		1000

TABLEAU 5. Aide à l'interprétation des points « espèces » sur les quatre premiers facteurs.
Voir explications dans le texte.

	J1	Q1T	POID	INR	1# F	COR	CTR	2# F	CDR	CTR	3# F	COR	CTR	4# F	CDR	CTR
1	SAUV	578	12	18	1624	407	52	-823	105	22	652	66	16	-66	1	0
2	ROUS	605	13	18	1641	427	55	-828	109	23	654	68	16	-58	1	0
3	COMP	552	15	28	1666	352	70	915	106	34	860	94	34	71	1	0
4	CARD	649	15	24	1738	423	73	-926	120	34	870	106	34	59	0	0
5	BRAN	673	15	22	1697	434	69	-923	128	34	856	110	33	21	0	0
6	OBES	229	11	37	1385	135	35	-689	33	14	871	54	26	-313	7	4
7	CAUD	401	11	10	1263	392	29	-99	2	0	-99	2	0	143	5	1
8	VELI	431	13	11	1308	428	35	-76	2	0	-68	1	0	50	1	0
9	PUJO	385	13	13	1289	378	36	-80	1	0	-112	3	1	126	4	1
10	FREI	371	12	13	1306	365	34	4	0	0	-143	4	1	69	1	0
11	TIFL	406	10	10	1322	401	29	-117	3	0	6	0	0	85	2	0
12	QUEN	378	10	10	1268	370	27	-151	5	1	0	0	0	99	2	0
13	URIC	423	10	9	1350	419	28	-116	3	0	8	0	0	73	1	0
14	GIGA	286	13	18	1305	276	36	-58	1	0	-180	5	1	165	4	1
15	DESE	276	11	15	545	50	5	621	65	12	-170	5	1	-965	156	36
16	LDNG	266	11	15	427	29	3	621	61	11	-169	5	1	-1041	171	40
17	CITE	250	12	10	439	51	4	563	83	10	-155	6	1	-646	110	17
18	EUTA	243	11	11	355	28	2	690	104	13	-158	6	1	-694	106	17
19	HILG	287	11	12	204	9	1	659	94	13	-180	7	1	-903	177	32
20	SEUR	287	11	12	204	9	1	659	94	13	-180	7	1	-903	177	32
21	ANDM	546	16	15	368	31	3	688	110	20	-816	155	31	1035	249	58
22	DBUB	435	15	16	271	16	2	649	92	17	-843	155	32	889	172	41
23	VINC	551	16	16	392	34	4	707	111	21	-889	176	38	1012	228	57
24	ANAC	464	15	12	324	29	3	661	121	17	-686	130	21	816	184	34
25	BEEC	401	16	17	414	37	4	724	112	22	-807	140	31	722	112	28
26	SHDR	252	16	47	677	35	12	880	59	32	-932	66	41	1098	92	65
27	MABO	205	15	35	522	27	7	797	64	26	-963	93	43	445	20	11
28	QUET	212	15	20	564	53	6	670	75	18	-666	75	20	221	8	2
29	KAME	85	11	25	503	24	4	588	33	10	472	21	7	-251	6	2
30	DENT	218	11	19	-570	43	6	622	52	11	930	115	29	-246	6	2
31	INFL	253	10	14	-605	62	6	539	49	8	-886	134	24	-215	8	2
32	RAMA	313	11	11	-599	80	6	526	62	8	855	164	23	-180	7	1
33	SHAR	375	11	9	-585	99	6	543	85	9	786	179	21	207	12	2
34	KINA	373	11	9	-612	109	7	479	66	7	809	189	22	-178	9	1
35	CHAI	257	11	12	-601	76	7	496	52	7	772	126	20	133	4	1
36	CALL	315	10	5	-585	154	6	309	43	3	499	112	8	113	6	0
37	MUUL	233	10	8	-612	105	6	249	17	2	617	107	11	100	3	0
38	LDNT	292	10	5	-589	175	6	153	12	1	410	85	5	203	21	1
39	PALL	207	10	13	-675	84	8	378	26	4	718	95	16	132	3	0
40	ANTI	132	11	13	-626	76	7	328	21	3	571	53	9	95	2	0
41	TRAN	152	10	9	-633	106	7	225	13	1	557	82	9	204	11	1
42	CEPA	304	10	6	-641	165	7	122	6	0	466	87	6	336	45	4
43	INTE	282	9	6	-659	160	7	65	2	0	431	68	5	374	52	5
44	ADAM	245	9	6	-654	151	6	-19	0	0	376	50	4	351	44	4
45	FEER	188	9	9	-664	104	7	61	1	0	434	44	5	403	38	5
46	PEAR	250	9	6	-620	138	6	67	2	0	438	69	5	342	42	4
47	IVID	147	9	9	-604	81	5	51	1	0	411	38	5	351	27	4
48	FUNA	332	10	5	-549	148	5	160	13	1	492	119	7	330	53	4
49	SIAM	205	10	5	313	114	4	125	7	0	297	38	3	327	46	4
50	OCEA	243	10	5	510	119	4	160	12	1	349	56	4	351	56	4
51	RHIN	220	10	4	510	129	4	67	2	0	280	39	2	316	50	3
52	INSI	236	10	4	-491	128	4	115	7	0	319	54	3	294	46	3
53	OWYA	248	10	4	514	140	4	99	5	0	294	46	3	332	58	4
54	THOM	287	11	7	-620	126	7	-96	3	0	491	79	8	490	79	9
55	MASE	287	11	7	-620	126	7	-96	3	0	491	79	8	490	79	9
56	MAGA	288	11	9	-634	115	7	-24	0	0	598	103	12	494	70	9
57	MAGD	288	11	9	-634	115	7	-24	0	0	598	103	12	494	70	9
58	RIT	289	11	10	-680	116	8	0	0	0	681	116	15	477	57	8
59	SARA	216	10	8	-558	95	5	-20	0	0	315	30	3	547	91	11
60	CDLI	282	9	6	-640	146	6	-121	5	0	448	71	6	409	60	5
61	SCHM	273	10	7	-587	119	6	-36	0	11	454	71	6	491	83	8

	JI	QLT	POID	INR	1#F	COR	CTR	2#F	COR	CTR	3#F	COR	CTR	4#F	COR	CTR
62	OBVE	429	8	4	526	122	4	669	197	10	458	92	5	203	18	1
63	MEGL	488	9	3	510	168	4	559	202	7	412	110	4	114	8	0
64	LOPH	495	8	3	482	148	3	601	230	8	390	97	4	182	21	1
65	VENT	395	9	4	469	111	3	567	163	8	469	112	6	130	9	1
66	ORYZ	650	10	6	590	136	6	885	306	21	644	162	12	340	45	4
67	PHYL	567	11	8	569	104	6	883	251	22	731	172	17	353	40	5
68	CRIC	659	10	6	609	139	6	906	307	21	658	162	12	375	53	5
69	ALAT	483	9	4	448	112	3	602	203	9	529	157	8	140	11	1
70	MEGD	649	10	6	603	133	6	916	307	21	668	163	13	353	46	4
71	ARCT	403	8	4	491	106	3	659	192	10	425	80	5	239	25	2
72	NIGE	434	8	4	545	136	4	653	195	10	431	85	5	212	21	1
73	MONT	403	8	4	491	106	3	659	192	10	425	80	5	239	25	2
74	STRO	508	9	4	492	131	3	639	220	9	502	136	7	202	22	1
75	PETR	606	10	7	547	96	5	920	271	23	755	183	17	419	56	6
76	RAUS	618	10	7	583	105	5	935	269	23	792	193	19	406	51	6
77	PAHA	587	9	5	550	113	4	833	258	16	677	171	12	350	45	4
78	EMIL	521	8	4	503	129	3	661	222	10	535	146	7	219	24	1
79	SIGM	646	9	6	574	109	5	931	287	21	769	195	17	410	55	5
80	PERO	638	10	7	568	102	5	952	288	24	790	198	19	398	50	5
81	FRED	512	9	4	516	136	4	671	229	11	497	125	7	209	22	1
82	MURI	326	8	4	567	139	4	510	112	6	313	42	2	276	33	2
83	BRAC	83	9	8	554	76	4	117	3	0	79	2	0	93	2	0
84	RAMI	91	9	8	588	86	5	126	4	0	47	1	0	59	1	0
85	MESO	89	9	9	543	67	4	245	14	1	172	7	1	74	1	0
86	DARW	461	8	3	549	157	4	582	176	7	469	114	5	171	15	1
87	OKUE	75	9	9	510	62	4	169	7	1	138	5	1	90	2	0
88	EVAG	596	9	6	612	134	6	866	269	19	625	140	11	384	53	5
89	ODIL	451	9	5	550	116	4	688	181	11	601	139	10	198	15	1
90	AMBI	594	15	28	381	18	4	1383	236	78	196	5	2	1649	336	145
91	NONA	628	16	32	403	18	4	1473	245	92	190	4	2	1788	361	176
92	TRID	339	10	8	615	104	6	487	65	6	756	157	17	223	14	2
			1000		1000		1000		1000		1000		1000		1000	

DIAGRAMMES

Pour plus de clarté les projections respectives des deux séries de points (variables et espèces) ont été représentées sur deux diagrammes différents (fig. 22 et 23), mais il faut se souvenir que la méthode utilisée, rend légitime la superposi-

tion des deux ensembles. L'interprétation globale des résultats de l'AF'C est représentée schématiquement sur la figure 24. Les résultats de la CAH sont représentés sur le diagramme des figures 25 et 26.

RÉSULTATS DE L'ANALYSE DES DONNÉES

ANALYSE DU NUAGE DES POINTS « VARIABLES »

Le diagramme de la figure 22 représente la projection du nuage des points « variables » dans le plan des axes factoriels 1 et 2 qui recueille un peu plus du cinquième (22,5 %) de l'inertie totale. Sur ce diagramme, comme sur les ta-

bleaux 3 et 4, seuls sont représentées les variables qui nous ont servi à interpréter chacun des axes retenus : c'est-à-dire celles qui ont à la fois un COR et un CTR élevés sur l'axe correspondant (les variables correspondant à l'axe 2 ont été souli-

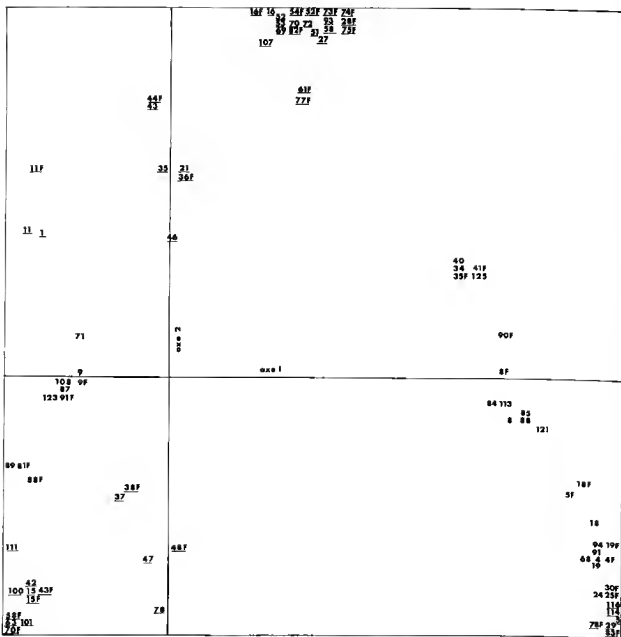


FIG. 22. — Analyse factorielle des correspondances (AFC), projection du nuage des points « variables » dans le plan des axes factoriels 1 et 2.

Seules les variables retenues pour interpréter chacun des axes, c'est-à-dire celles qui ont à la fois un COR et un CTR élevés sur l'axe correspondant, sont représentées sur la figure 22. Les variables qui ont servi à interpréter l'axe 2 ont été soulignées d'un trait.

gnées d'un trait). On peut distinguer six ensembles parmi les variables retenues pour interpréter les axes factoriels 1 et 2.

Définition de l'axe 1

Deux ensembles regroupant des caractères morphologiques homologues définissent, à chaque extrémité de cet axe, deux tendances évolutives divergentes pour chacune des grandes catégories de caractères étudiées au chapitre précédent.

ensemble 1 (coordonnées positives).

4, 4F, 5, 5F : plateau céphalique étiré latéralement et arqué dorsalement — 8, 8F : ouverture buccale à symétrie interlabiale ; 18, 18F, 19, 19F : présence de pseudo-lèvres — 24, 25F, 29, 30F : présence de crêtes sagittales sur les dents œsophagiennes et de lames interlabiales — 34, 35F : capsule buccale de type II — 40, 41F : papilles céphaliques grosses et sessiles — 68 : papilles cloacales principales alignées — 84, 85 : gubernaculum court et trapu — 88, 91 : crochet accessoire simple et hypertrophié — 94 : écusson post-cloacal à surface chagrinée — 113, 114, 116 : area rugosa constituée par de grandes crêtes disposées dissymétriquement par rapport au plan sagittal — 121 : deux mamelons type *Helminthoxys* — 125 : rapport de l'œsophage à la longueur du corps > 7 — 78F : trompe utérine dilatée emplié d'un épais ciment — 83F : spermathèque en dérivation type *Wellcomia* — 90F : longueur/largeur de l'œuf < 2,5.

ensemble 2 (coordonnées négatives).

9, 9F : ouverture buccale à symétrie labiale — 71 : papilles cloacales principales disposées en « carré » — 87 : gubernaculum allongé type *Syphacia* — 89 : crochet accessoire dédoublé — 94 : écusson post-cloacal à surface chagrinée — 108 à 111 : area rugosa constituée par des sillons transversaux munis de reliefs, regroupés sur des mamelons — 123 : rapport de l'œsophage à la longueur du corps < 6 — 81F : spermathèque peu différenciée — 91F : longueur/largeur de l'œuf ≥ 2,5.

Définition de l'axe 2

On peut distinguer quatre ensembles parmi les variables définissant l'axe 2.

L'ensemble 3 (coordonnées positives) regroupe des variables définissant des caractères morphologiques que l'on peut considérer comme plésiomorphes pour l'ensemble de la sous-famille. 1 : plateau céphalique circulaire — 11, 11F : lèvres peu développées — 35, 36F : papilles céphaliques disposées en « carré » — 43, 44F, 46 : ailes latérales dédoublées ou simples, bien développées et soutenues par un squelette chitinoïde — 69, 70 : papilles cloacales accessoires présentes — 77F : ovjecteur fortement musclurisé — 107 : area rugosa constituée par des sillons transversaux simples.

L'ensemble 4 (coordonnées négatives) regroupe des variables définissant des caractères morphologiques que l'on peut considérer comme apomorphes, soit à l'échelle de la sous-famille, soit plus particulièrement pour chacune des deux tendances évolutives opposées définies par l'axe 1. 5 : plateau céphalique arqué dorsalement — 15, 15F : lèvres non délimitées à leur périphérie par un sillon cuticulaire — 24 à 29 : présence de crêtes sagittales sur les dents œsophagiennes et de lames interlabiales — 37, 38F : papilles céphaliques ventrales et dorsales rapprochées des amphides 42, 43F, 47, 48F : ailes latérales arrondies et (ou) non soutenues par un squelette chitinoïde — 58F, 63, 70F : ailes cervicales ornementées, déirides apparentes type *Syphacia* — 78F : trompe utérine dilatée, emplié d'un épais ciment — 83F : spermathèque en dérivation type *Wellcomia* — 100, 101 : bosselures et écailles ornant les branches postérieures du crochet accessoires au gubernaculum — 111 : trois mamelons type *Syphacia* — 114 à 116 : area rugosa constituée par de grandes crêtes disposées dissymétriquement par rapport au plan sagittal.

Les *ensembles 3* et *4* définissent donc sur l'axe 2, un gradient évolutif progressif lorsqu'on se déplace du haut vers le bas de la figure.

L'ensemble 5 (coordonnées positives) regroupe des variables définissant des apomorphies rares et particulières à un petit groupe d'espèces pratiquant l'insémination pratématique (voir 1^{er} chapitre). Cet ensemble définit par conséquent une tendance évolutive particulière, distincte de celles définies sur l'axe 1. 27, 28F : dents œsophagiennes hélicoïdales — 51, 52F : ailes latérales discontinues — 73F : vulve absente — 74F : poche hypodermique présente — 75F : tube de ponte présent — 93 : crochet accessoire au gubernaculum annulaire.

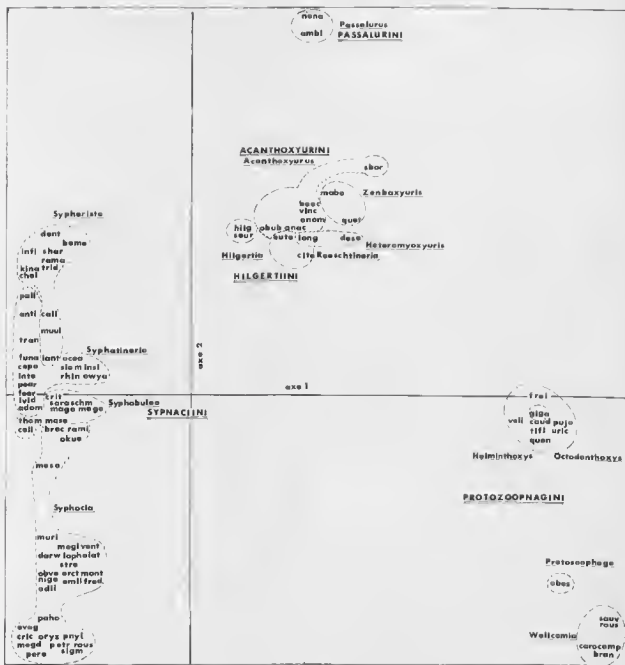


FIG. 23. — Analyse factorielle des correspondances (AFC), projection du nuage des points « espèces » dans le plan des axes factoriels 1 et 2.

Sur ce diagramme sont représentés les quatre-vingt-douze points correspondants aux espèces utilisées par l'analyse des données. Chaque espèce est figurée par un sigle de quatre lettres. Les lignes pointillées entourent les espèces qui, dans l'état de la systématique au début de cette étude, étaient rangées dans le même genre ; 1) les noms de ces genres soulignés d'un trait ; 2) soulignés de deux traits, les noms en majuscules des cinq groupes d'espèces que l'AFC permet de distinguer et pour lesquels nous proposons la création du même nombre de tribus.

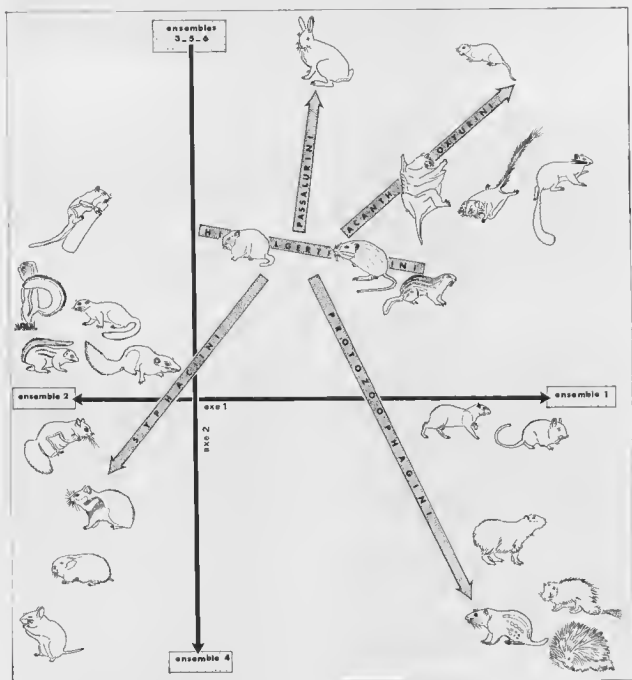


FIG. 24. — Interprétation des résultats de l'analyse factorielle des correspondances (AFC), projection des nuages des points « variables » et « espèces » dans le plan des axes factoriels 1 et 2. Voir explications dans le texte.

L'ensemble 6 (coordonnées positives) regroupe des variables définissant des apomorphies rares et n'appartenant en propre à aucune des trois tendances évolutives définies précédemment. 16, 16F : lèvres en forme de languettes — 21 : denticule médian sur les dents œsophagiennes —

53 : ailes cervicales dédoublées — 58 : ailes latérales et cervicales distinctes — 61F : cuticule céphalique épaissie — 72 : papilles cloacales principales portées par des plaques chitinoïdes — 82F : spermathèque ayant la forme d'une dilatation ampullaire.

ANALYSE DU NUAGE DES POINTS « ESPÈCES »

Le diagramme de la figure 23 représente la projection du nuage des points « espèces » dans le plan des axes factoriels 1 et 2. Les quatre-vingt-douze espèces utilisées pour l'analyse des données sont figurées chacune par leur sigle. Les lignes discontinues entourent les espèces qui, dans l'état de la systématique au début de notre étude, se trouvaient regroupées dans le même genre. Les noms de ces genres sont soulignés

d'un trait. Les noms en majuscules soulignés de deux traits correspondent aux cinq groupes d'espèces que l'AFC permet de distinguer et pour lesquels nous proposons la création du même nombre de tribus. Trois groupes apparaissent clairement distincts sur ce diagramme : les Syphaciini, les Protozoophagini et les Passalurini. Le groupe le plus homogène correspond aux Syphaciini.

C. INTERPRÉTATION DES RÉSULTATS

(fig. 24)

Sur ce schéma chacun des points ou des groupes de points « espèces » a été remplacé par une icône représentant son (ou ses) hôte(s) spécifiques. Nous avons distingué précédemment six ensembles parmi les variables retenues pour interpréter les axes factoriels 1 et 2.

Sur l'axe 1 : les ensembles 1 et 2 définissent à chaque extrémité deux tendances évolutives divergentes pour chacune des grandes catégories de caractères étudiées au 2^e chapitre.

Sur l'axe 2 : les ensembles 3 et 4 définissent un gradient évolutif progressif lorsqu'on se déplace du haut vers le bas de la figure ; l'ensemble 5 définit une tendance évolutive particulière, distincte de celles définies sur l'axe 1 ; l'ensemble 6 regroupe des variables définissant des apomorphies rares et n'appartenant en propre à aucune des trois tendances évolutives définies précédemment.

L'AFC nous a également permis de distinguer cinq groupes parmi les espèces. Parmi ces groupes :

— trois se trouvent chacun corréllé avec un ensemble de variables définissant une ligne évolutive particulière, ce sont : les Proto-

zoophagini, parasites de Rongeurs Hystricognathes (*ensemble 1*) — les Syphaciini, parasites de Rongeurs Sciuroides et Muroidea (*ensemble 2*) — les Passalurini, parasites de Lagomorphes (*ensemble 5*),

— un quatrième groupe, les Hilgertiini, parasites de Rongeurs Ctenodactylidae, Heteromyidae et Marmotini, est bien corréllé avec l'ensemble 3 (caractères plésiomorphes) et l'ensemble 6 (caractères apomorphes originaux),

— dans le cinquième groupe, les Acanthoxyurini, parasites de Rongeurs Anomaluroidea et Thryonomyidae, on observe une combinaison de caractères rencontrés indépendamment, soit chez les Syphaciini, soit chez les Protozoophagini ainsi que des corrélations avec des variables mal représentées sur les axes factoriels 1 et 2 : pour ces raisons la position du groupe est mal définie dans le plan de ces axes, mais l'analyse cladistique et l'étude des facteurs zoogéographiques confirmeront qu'il peut être distingué et permettront de préciser ses affinités avec les autres groupes.

En combinant les axes 1 et 2 on peut donc interpréter comme des rameaux évolutifs particuliers, quatre des cinq grands groupes que l'AFC

permet de reconnaître parmi les Syphaciinae ; ces groupes, représentés par des flèches, semblent diverger à partir du centre de la figure et donc du cinquième groupe (Hilgertiini), qui réunit les espèces les plus primitives. L'AFC permet égale-

ment de distinguer à l'intérieur du groupe des Syphaciini deux ensembles situés de part et d'autre de l'axe I : l'un parasite de Sciuroidea, l'autre de Muroidea.

CLASSIFICATION ASCENDANTE HIÉRARCHIQUE

Sur les diagrammes des figures 25 et 26 : les quatre-vingt douze espèces utilisées pour l'analyse des données sont figurées chacune par leur sigle ; les accolades réunissent les espèces qui, dans l'état de la systématique au début de notre étude, se trouvaient regroupées dans le même genre. On observe que :

— 1°, les principales dichotomies correspondent aux cinq grands groupes que l'AFC nous a également permis de distinguer ; la première sépare les Syphaciini, parasites de Rongeurs Muroidea et Sciuroidea (fig. 24), de l'ensemble des autres espèces (fig. 25) ; la seconde les Protozoophagini, parasites de Rongeurs Hystri-cognathes (fig. 25 en bas) ; la troisième les Acanthoxyurini, parasites de Rongeurs Anomaluroides et Thyronomyidae (fig. 25 au milieu) ; la quatrième enfin permet de séparer les Hilgertiini, parasites de Rongeurs Ctenodactylidae, Heteromyidae et Marmotini et les Passalurini, parasites de Lagomorphes (fig. 25 en haut) ; — 2°, au niveau générique (accolades), peu de différences apparaissent avec la classification anciennement établie, sinon que : — (i) chez les Syphaciini (fig. 24) quatre espèces parasites de Cricetidae de l'Ancien Monde (RAMI, BRAC, OKUE et MESO), se trouvent ici plus proche du genre *Sypharista*, que

du genre *Syphacia* dans lequel elles ont été décrites ; l'analyse de ces résultats montrera que les ressemblances avec les *Sypharista* peuvent s'expliquer, à la fois par la rétention chez ces quatre espèces de caractères phéniomorphes qui disparaissent chez les *Syphacia* plus évolués, et par la possession d'apomorphies acquises par convergence avec les *Sypharista* ; ces parasites seront par conséquent maintenus dans le genre *Syphacia*, à l'intérieur duquel ils seront toutefois isolés dans un sous-genre particulier (*Cricetoxyrus*) ; — (ii) chez les Protozoophagini (fig. 25 en bas), l'unique espèce du genre *Octodonthoxys* (GIGA), n'apparaît pas distincte des espèces du genre *Helminthoxys* ; ce résultat sera confirmé par l'analyse, et le genre *Octodonthoxys* sera mis en synonymie avec le genre *Helminthoxys*, qui bénéficie de l'antériorité ; — (iii) chez les Acanthoxyurini (fig. 25 au milieu) le parasite du *Petromus* éthiopien (SHOR) se trouve plus proche du genre *Zenkoxyrus* que du genre *Acanthoxyrus* dans lequel il a été décrit ; l'analyse montrera que ce parasite a très probablement acquis par convergence les caractères morphologiques qui le rapprochait du genre *Acanthoxyrus* ; il deviendra l'espèce type d'un genre nouveau, *Petromema*.

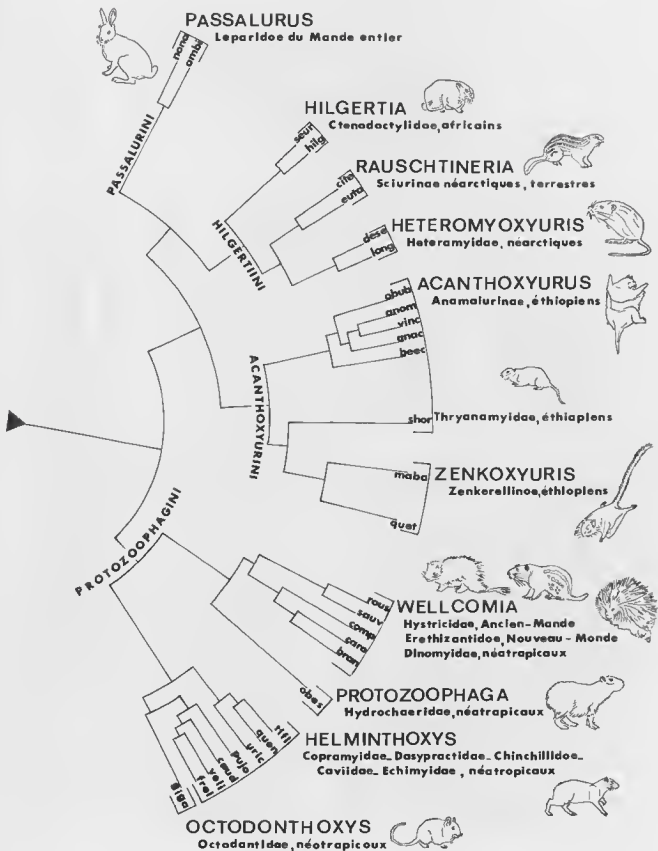
LA TRIBU DES HILGERTIINI N. TR.

LE GENRE *HILGERTIA* QUENTIN, 1973

Distribution (fig. 27 et 28)

Le genre *Hilgertia* Quentin, 1973 c, comprend deux espèces parasites de Rongeurs Ctenodactylidae africains : l'espèce type *Hilgertia hilgerti* (Seurat, 1915 b), HILG, chez *Ctenodactylus gundi*

(Rothmann) en Algérie, et *H. seurati* Hugot, 1982 c, SEUR, chez *Pectinator spekei* Blyth, en « Abyssinie ». QUENTIN (1973 c) a décrit deux femelles du genre *Hilgertia* chez un Batherygidae d' « Abyssinie ». Cette observation est interprétée plus loin.



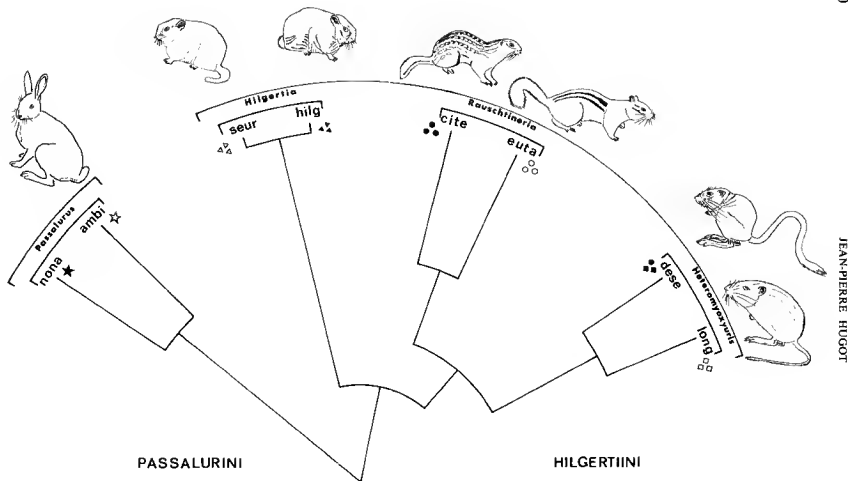


FIG. 27. — Tribu des Passalurini n.tr. et tribu des Hilgertiini n.tr.
 Distribution et résultats de la CAH. Abréviations :
 NONA, *Passalurus nonanulatus* Skinner, 1931 — AMBI, *Passalurus ambiguus* (Rudolph, 1819) SEUR, *Hilgertia seurati* Hugot, 1982 — HILG, *Hilgertia hilgerti* (Seurat, 1915) — CITE, *Rauschneria citelli* (Tiner & Rausch, 1950) — EUTA, *Rauschneria cutanii* (Tiner, 1948) — DESE, *Heteromyoxyuris deserti* (Read & Milleman, 1953) — LONG, *Heteromyoxyuris longejector* (Hannum, 1934).



FIG. 28. — Tribu des Passalurini n.tr. et tribu des Hilgertiini n.tr.

Répartition géographique des parasites et des hôtes. La correspondance des symboles avec les espèces parasites est indiquée sur la figure précédente.

Résultats de l'étude morphologique

On retrouve dans le genre *Hilgertia* de nombreux caractères plésiomorphes : papilles céphaliques disposées en carré (35-36F) — area rugosa rudimentaire (107) — crochet accessoire peu développé (90) — papilles cloacales accessoires distinctes et bien développées (69) — œufs non operculés (85F), associés à quelques caractères apomorphes : lèvres en forme de languettes (16-16F) — cuticule péri et intra-buccale complexe combinant les symétries labiales et interlabiales (8-8F-9-9F) — vagin cuticulaire retourné (79F) — spermathèque ayant la forme d'une dilatation ampullaire (82F).

Les deux espèces du genre sont pratiquement identiques pour tous leurs caractères et pour leurs mensurations, à l'exception du spicule qui est deux fois plus long (300 μm) chez le parasite

de *Ctenodactylus* (HUG) et du vagin cuticulaire dont la longueur varie dans les mêmes proportions (200 μm contre 80 μm) chez les femelles (HUGOT, 1982 c). Dans le genre *Hilgertia*, la partie cuticulaire du vagin se retourne après l'accouplement (79F), obturant les voies génitales et interdisant une nouvelle copulation. Après SEURAT (1920), nous interprétons ce mécanisme comme une spécialisation : elle apparaît plusieurs fois chez les Syphaciinae, toujours associée à des structures céphaliques relativement évoluées. *H. hilgerti*, dont le vagin, et corrélativement le spicule, sont les plus longs, peut être considéré comme plus évolué pour ces caractères.

Paléogéographie des hôtes

Les Ctenodactylidae sont, parmi les hôtes des Syphaciinae, ceux dont on connaît les restes

fossiles les plus anciens, puisqu'ils sont connus en Asie centrale dès l'Éocène inférieur (WOOD, 1977). Les Ctenodactylidae actuels comprennent quatre genres, rassemblant cinq espèces, réparties à la périphérie du Sahara, et toutes étroitement adaptées à un habitat rocheux et aride. Ces formes, réfugiées dans une niche écologique extrême, sont considérées comme étroitement apparentées (GEORGE, 1985). Elles sont interprétées par WOOD (1977) comme des relictés d'une radiation importante survenue à l'Oligocène et au Miocène, depuis l'Asie centrale, en direction de la région circum-méditerranéenne. GEORGE et WOOD s'accordent en outre pour reconnaître *Pectinator* comme le plus conservateur, donc le plus proche du groupe souche et probablement le premier isolé des quatre genres actuels.

Discussion de la répartition

Les nombreuses autopsies réalisées depuis la description du parasite de *Ctenodactylus* par SEURAT (1915 b) ainsi que la découverte de la deuxième espèce du genre *Hilgertia* chez *Pectinator*, montrent que les Ctenodactylidae actuels sont les hôtes habituels et spécifiques du genre. La présence du parasite le plus primitif (*H. securati*) chez l'hôte considéré comme le plus proche du groupe souche (*Pectinator spekei*) suggère d'autre part une longue co-évolution hôtes-parasites.

L'observation de QUENTIN (1973 c), qui attribuait deux femelles appartenant au genre *Hilgertia* à un Bathyergidae africain, paraît donc atypique; en effet, Quentin ne distinguait pas ces parasites de la seule espèce alors connue dans le genre (*H. hilgerti*), et, — 1°, l'histoire paléontologique des Ctenodactylidae, et celle des Bathy-

ergidae sont distinctes depuis trop longtemps pour qu'il soit probable qu'ils aient conservé le même parasite hérité d'un ancêtre commun; — 2°, si *Heterocephalus* et *Pectinator* sont sympatriques, leurs caractéristiques écologiques respectives rendent extrêmement improbable un transfert occasionnel de parasites entre ces deux rongeurs (F. PETTER, comm. pers.).

L'explication de l'observation de QUENTIN est probablement plus prosaïque; en effet, le matériel qu'il a étudié provenait des collections BRUMPT, collectées en 1901 par la Mission DU BOURG DE BOZAS — BRUMPT; or les spécimens de *Pectinator spekei* à partir desquels nous avons décrit *H. securati* proviennent des mêmes collections; une erreur d'étiquette paraît donc possible si l'on tient compte des conditions difficiles dans lesquelles s'était déroulée cette mission.

Évolution

La présence simultanée dans le genre *Hilgertia* de caractères plésiomorphes et de caractères apomorphes originaux et la spécificité étroite de ce genre pour les Ctenodactylidae, donc pour des Rongeurs qui sont parmi les plus anciens, nous conduisent à interpréter ce genre comme la forme terminale et hyper-spécialisée d'une lignée précocement isolée d'un tronc originel commun à l'ensemble des Syphacinae. L'existence de ce tronc commun est suggérée par l'étude morphologique du 2^e chapitre, puisque nous pensons y avoir montré que l'ensemble des parasites étudiés ici possèdent en commun des structures anatomiques qui sont homologues, et dont on peut faire dériver les états apomorphes à partir de mêmes formes primitives.

LES GENRES *HETEROMYOXYURIS* QUENTIN, 1973 et *RAUSCHTINERIA* HUGOT, 1980

Distribution (fig. 27 et 28)

Ces deux genres sont exclusivement néarctiques et leur distribution se limite à la partie ouest de cette région.

Le genre *Heteromyoxyuris* Quentin, 1973 c, comprend deux espèces parasites de Rongeurs Heteromyidae (fig. 27) : l'espèce type *Hetero-*

myoxyuris deserti (Read & Millemann, 1953), DESL., parasite *Dipodomys panamintinus* (Merriam) en Californie, *Dipodomys merriami* Mearns et *Dipodomys deserti* Stephens dans le Nevada — *Heteromyoxyuris longeflector* (Hannum, 1943), LONG., parasite *Perognathus* sp. dans le Nevada et *Perognathus californicus* Merriam en Californie.

Le genre *Rauschtineria* Hugot, 1980 c, comprend deux espèces parasites de Rongeurs Sciu-

ridae Marmotini (fig. 27) : l'espèce type *Rauschtineria citelli* (Tiner & Rausch, 1950), CITE parasite *Spermophilus armatus* Kennicott dans le Wyoming, *Spermophilus variegatus* (Erxleben) dans le Nevada et *Spermophilus beecheyi* (Richardson) en Oregon — *Rauschtineria eutamii* (Tiner, 1948), EUTA, parasite *Tamias minimus* Bachman dans le Minnesota et en Alaska et *Tamias amoenus* J. A. Allen en Oregon.

Résultats de l'étude morphologique

Les genres *Heteromyoxuris* et *Rauschtineria* possèdent : — 1° des caractères plésiomorphes communs : plateau céphalique circulaire (1-1F) — papilles céphaliques disposées en carré (35-36F) — papilles cloacales accessoires présentes, déportées en arrière du cloaque et fusionnées sur la ligne médio-ventrale (69-70) — gubernaculum rudimentaire (84) — ovéjecteur fortement musclurisé (77F) — œuf non operculé (85F); — 2° des caractères que l'on peut interpréter comme des synapomorphies : capsule buccale de type II (23-35F) — ailes latérales peu développées (50-51F) — papilles cloacales principales portées par des plaques chitinoïdes (72) — extrémité antérieure du spicule renforcée (102) — spermathèque ayant la forme d'une dilatation ampullaire (82F) — œuf allongé (rapport longueur/largeur $\geq 2,5$) (91F); — 3° des caractères que l'on peut interpréter, pour chacun d'entre eux, comme des autapomorphies ; chez *Heteromyoxuris* : développement de la cuticule péri-buccale selon les axes interlabiaux (8-8F) — présence de ballasts (81) ; chez *Rauschtineria* : dimorphisme sexuel accentué combinant les symétries labiales et interlabiales (8-8F-9-9F) — présence d'un crochet accessoire simple (88) et de deux mamelons cuticulaires ventraux de type *Syphacia*, (110) qui sont absents dans l'autre genre.

Paléogéographie des hôtes

1° les *Heteromyiidae*

L'évolution de ces Rongeurs semble s'être déroulée tout entière en Amérique du Nord, où ils sont connus à l'état fossile dès l'Oligocène moyen. WOOD (1935) situe la séparation des lignées menant respectivement à *Perognathus* et *Dipodomys* au Miocène moyen. Les *Heteromyiidae* sont rattachés à un groupe plus vaste, les *Geomyoidea*, dont les ancêtres directs seraient les *Ischyromyoi-*

dea nord-américains, un groupe fossile dont les formes les plus anciennes sont contemporaines des premiers *Ctenodactyloidea* et datent donc de l'Éocène inférieur (LUCKETT & HARTENBERGER, 1985). Les *Heteromyiidae* actuels, limités à la partie ouest de la région néarctique, sont des animaux terrestres vivant dans des milieux ouverts : prairies, régions désertiques et sub-désertiques.

2° les *Sciuridae* (*Marmotini*)

L'ensemble des *Sciuridae* pourrait également dériver des *Ischyromyoida* (VIANEY-LIAUD, 1985 — LUCKETT & HARTENBERGER, 1985). Le premier *Marmotini* connu, daté de la fin de l'Oligocène d'Amérique du Nord, est considéré comme un ancêtre direct des *Spermophilus* actuels (BLACK, 1972). GROMOV *et al.* (1965) datent la séparation des lignées menant respectivement à *Tamias* et *Spermophilus* également de la fin de l'Oligocène. SCOTT ELLIS & MARXSON (1979) utilisant des techniques immunologiques, font diverger les *Marmotini* des autres *Sciuridae* vers 38 Ma, c'est-à-dire à la limite Éocène-Oligocène, donc très tôt dans l'histoire du groupe. Les *Marmotini* actuels sont holarctiques, mais toutes leurs migrations semblent s'être faites à partir de l'Amérique du Nord, à travers le détroit de Béring, et postérieurement au Miocène moyen (CHALINE & MEIN, 1979). Les *Marmotini* sont des animaux terrestres. *Spermophilus* vit dans des milieux ouverts (steppes, prairies) et *Tamias* dans des milieux semi-ouverts (sol des régions boisées).

Évolution

L'étude qui précède montre que les genres *Heteromyoxuris* et *Rauschtineria* possèdent des synapomorphies qui peuvent être interprétées comme des arguments en faveur d'une parenté phylétique, mais également chacun, des caractères apomorphes rares et originaux. Or, ces derniers, et singulièrement les caractères céphaliques, nous paraissent trop différents d'un genre à l'autre pour ne pas impliquer une séparation ancienne.

Les *Marmotini* et les *Heteromyiidae* dont la différenciation semble s'être faite entièrement en Amérique du Nord et à partir du même genre souche, pourraient donc avoir hérité leurs parasites respectifs de leurs lointains ancêtres communs *Ischyromyoida*.

Un argument concernant l'ancienneté et le caractère relativement primitif du genre *Rauschthieria* vient à l'appui de cette interprétation, qui conduit donc à admettre une longue co-évolution entre ces deux genres et leurs hôtes respectifs ; en effet, le genre *Rauschthieria* ne parasite ses hôtes spécifiques (*Tamias* et *Spermophilus*) que dans la région néarctique. De l'autre côté du détroit de Béring, ces écureuils sont parasités par des oxyures différents, typiques de la région paléarctique : *Tantulus* par un Syphaciini et *Spermophilus* par une espèce qui lui est propre du genre *Citellina* Prendel, 1928. Nous avons montré dans

un travail précédent (HUGOT, 1980 a) que les espèces les plus primitives du genre *Citellina*, qui sont des Oxyurida n'appartenant pas aux Syphaciinae, sont rencontrées dans l'Ancien Monde exclusivement et chez *Sciurus vulgaris* L., *Tamias maclellandi* (Horsfield) et *Pteromys volans* (L.), donc chez des écureuils typiquement paléarctiques. Tout se passe par conséquent comme si, en arrivant dans l'Ancien Monde, *Tamias* et *Spermophilus* avaient perdu leurs oxyures primitifs éliminés par des parasites plus modernes et mieux adaptés à la compétition.

CONCLUSIONS SUR LES HILGERTIINI

Les genres *Hilgertia*, *Heteromyoxyuris* et *Rauschthieria*, pour lesquels nous créons la nouvelle tribu des Hilgertiini, sont bien définis par les ensembles de variables 3 (symplesiomorphies) et 6 (apomorphies rares et originales). Ils ont également en commun de parasiter des Rongeurs dont les origines remontent probablement au tout début de l'histoire du groupe. Les hôtes de deux de ces genres : les Ctenodactylidae et les Heteromyidae peuvent être considérés comme des relictés, réfugiés aujourd'hui dans des niches écologiques extrêmes, de groupes ayant connu au début du Tertiaire une extension beaucoup plus importante mais toujours limitée, à l'Ancien Monde pour les Ctenodactylidae, au Nouveau Monde pour les Heteromyidae.

Ce qui précède nous conduit à interpréter ces trois genres comme les formes terminales et hyperspécialisées de lignées précocement isolées d'un tronc originel commun à l'ensemble des Syphaciinae et dont, à une époque correspondant approximativement à la limite Éocène-Oligocène, deux populations distinctes semblent s'être établies de part et d'autre du détroit de Béring. Nous interprétons ces parasites comme les relictés d'une radiation initiale des Syphaciinae, probablement contemporaine de celle des Rongeurs les plus anciens et nous proposons de les réunir dans une même unité taxonomique : la tribu des Hilgertiini n. tr.

LA TRIBU DES PASSALURINI N. TR.

LE GENRE *PASSALURUS* DUJARDIN, 1845

Distribution (fig. 27 et 28)

Le genre *Passalurus* Dujardin, 1845 comprend deux espèces (HUGOT *et al.* 1983) parasites de Lagomorphes Leporidae (voir fig. 27 et 28). L'espèce type *Passalurus ambiguus* (Rudolphi, 1819) AMB1, parasite *Oryctolagus cuniculus* (L.) dans la région paléarctique, *Lepus capensis* L.

dans toute son aire de répartition et *Sylvilagus floridanus* (J. A. Allen) dans la région néarctique. *Passalurus nonnulatus* Skinner, 1931, NONA, parasite *Sylvilagus floridanus* et *Lepus americanus* Erxleben dans la région néarctique, *Romerolagus diazi* (Diaz) au Mexique, *Lepus sinensis* Gray en Chine, *Lepus granatensis* Rosenhauer en Espagne, et *Pronolagus crassicaudatus* (I. Geoffroy) en République d'Afrique du Sud.

Résultats de l'étude morphologique

On rencontre dans le genre *Passalurus* des caractères correspondant aux ensembles de variables 3 et 5.

L'ensemble 3 regroupe les caractères plésiomorphes que nous avons rencontrés précédemment chez les Hilgertiini : papilles céphaliques disposées en « carré » (35-36F) — ailes latérales dédoublées, bien développées, soutenues par un squelette chitinoïde (43-44F-46) — papilles cloacales accessoires fusionnées sur la ligne médio-ventrale (69-70) — gubernaculum court et massif (85). Chez *P. nonanulatus* les caractères génitaux mâles sont plus primitifs : pédoncules des papilles caudales peu développés (73) — area rugosa constituée par des sillons transversaux ventraux sans mamelon (107-108).

Les caractères de l'ensemble 5 sont des autapomorphies pour le genre *Passalurus*. La plupart de ces caractères traduisent des adaptations liées à l'apparition chez ces parasites de l'insémination traumatique (voir 1^{er} chapitre) : valve absente (73F) — poche hypodermique présente (74F) — tube de ponte présent (75F) — crochet accessoire au gubernaculum annulaire (93).

Paléogéographie des hôtes

Les premiers Lagomorphes datent de l'Éocène supérieur d'Asie et d'Amérique du Nord et sont attribués aux Leporidae (LOPEZ MARTINEZ, 1974). Si les origines des Lagomorphes et l'hypothèse de leur parenté phylétique avec les Rongeurs sont encore discutées, on admet que les Lagomorphes et les Rongeurs les plus anciens ont été contemporains et ont évolué dans la même région : en Asie et en Amérique du Nord, de part et d'autre du détroit de Béring (LUCKETT & HARTENBERGER, 1985).

Parmi les Lagomorphes actuels, les Syphaciinae ne parasitent que les Leporidae, qui ont une répartition mondiale à l'exception de la région australienne, où ils ont été introduits par l'homme.

Discussion de la répartition

La carte de la figure 28 montre que *P. ambiguus*, n'est rencontrée régulièrement que

dans l'Ancien Monde, chez le lapin et le lièvre européens. *P. ambiguus* a pourtant été signalé plusieurs fois dans le Nouveau Monde (HALL, 1916 ; DANHEIM & ACKERT, 1929 ; HUGOT *et al.*, 1983), toujours chez *Sylvilagus floridanus* ; or : — dans chacun des cas la récolte a été faite dans la région des grands lacs américains à proximité de la petite zone où le lièvre européen est acclimaté à l'état sauvage ; — dans cette même région *S. floridanus* peut également être infesté par *P. nonanulatus* ; — en dehors de cette zone *P. nonanulatus* est la seule espèce décrite chez *Sylvilagus*.

La présence de *P. ambiguus* dans la région néarctique pourrait donc résulter d'une introduction accidentelle, le lièvre européen y ayant transmis son parasite au Leporidae indigène.

Évolution

Les caractères du genre *Passalurus* qui traduisent une adaptation aux particularités biologiques de ses hôtes spécifiques et sa répartition (fig. 28) qui inclut la plupart des Leporidae actuels, suggèrent, comme précédemment pour les Hilgertiini, une longue co-évolution hôte-parasite. Les autres caractères du genre, et spécialement les caractères génitaux mâles, le rapprochent des Hilgertiini et suggèrent une origine commune à l'ensemble de ces parasites, compatible avec ce que l'on connaît de la paléobiogéographie de leurs hôtes respectifs. Enfin, sans apporter d'argument décisif à une possible origine commune aux Lagomorphes et aux Rongeurs, on peut dire que la ressemblance de leurs parasites respectifs ne la contredit pas.

Nous interprétons le genre *Passalurus* comme la forme terminale d'une lignée précocement isolée d'un tronc original commun à l'ensemble des Syphaciinae à la suite de son adaptation à un groupe d'hôtes particuliers : les Lagomorphes. L'ensemble des données morphologiques et paléobiogéographiques suggèrent que cet isolement a pu être contemporain de la radiation initiale des Syphaciinae.

CONCLUSIONS SUR LES PASSALURINI

Les caractères morphologiques originaux du genre *Passalurus* (ensemble de variables 5) et son adaptation étroite à un groupe particulier

d'hôtes nous paraissent justifier son isolement des autres Syphaciinae et nous créons pour ce genre la nouvelle tribu des Passalurini.

LA TRIBU DES ACANTHOXYURINI SCHULZ, 1948

DISTRIBUTION
(fig. 29 et 30)

Ce groupe rassemble des oxyures qui sont spécifiques de rongeurs endémiques de la région éthiopienne.

Le genre *Acanthoxyurus* Sandground, 1928

Ce genre comprend sept espèces parasites de Rongeurs Anomalurinae. L'espèce type : *Acanthoxyurus anomaluri* Sandground, 1928, ANOM, parasite *Anomalurus derbianus orientalis* Peters au Tanganyika et *Anomalurus derbianus neavi* Dollman en Angola. *Acanthoxyurus obubra* (Baylis, 1936), OBUB, parasite *Anomalurus derbianus fraseri* Waterhouse au Nigeria et au Cameroun et *Anomalurus derbianus* (Gray) en Côte d'Ivoire. *Acanthoxyurus vincenti* Quentin, 1974, VINC, parasite *Anomalurus derbianus fraseri* au Cameroun. *Acanthoxyurus hunkeleri* Quentin, 1974, HUNK, parasite *Anomalurus* sp. en Côte d'Ivoire. *Acanthoxyurus coronata* Quentin, 1974, CORO, parasite *Anomalurus derbianus fraseri* au Cameroun. *Acanthoxyurus anacanthos* Hugot, 1985 b, BEEC, parasite *Anomalurus beecrofti* Fraser au Gabon, au Togo et au Cameroun.

Les deux espèces *Acanthoxyurus hunkeleri* et *Acanthoxyurus coronata*, qui ne sont connues que par les femelles, n'ont pas pu être utilisées pour l'analyse des données ; il sera néanmoins tenu compte de ces deux espèces pour l'interprétation du genre.

Le genre *Idioxyuris* n. gen.

Ce genre comprend une seule espèce, parasite d'un Rongeur Zenkerellinae. Nous l'avions

d'abord décrite dans le genre *Zenkozxyuris* Quentin, 1974 (voir HUGOT, 1982 b) mais en raison des arguments développés plus loin nous proposons de l'isoler dans un genre nouveau dont elle constitue l'espèce type et la seule espèce : *Idioxyuris quantini* (Hugot, 1982 b) n. gen., n. comb. [= *Zenkozxyuris quantini* Hugot, 1982 b], parasite de *Idiurus macrotis* Miller en Côte d'Ivoire et de *Idiurus* sp. au Gabon.

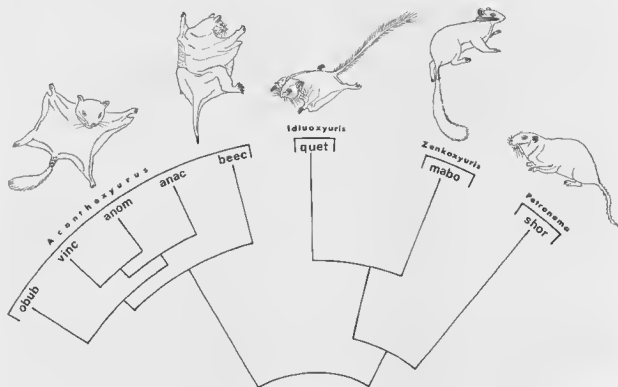
Le genre *Zenkozxyuris* Quentin, 1974

L'espèce type et la seule espèce de ce genre : *Zenkozxyuris mabokensis* Quentin, 1974, MABO, est parasite du Rongeur Zenkerellinae : *Zenkerella insignis* Matschie en République de Centrafrique.

Le genre *Petronema* Hugot, 1983

Ce genre comprend une seule espèce parasite d'un Rongeur Thyronomyidae : *Petromys typicus* A. Smith. Il s'agit par conséquent de la seule espèce du groupe dont l'hôte ne soit pas un Anomaluridae. Cette espèce avait initialement été décrite dans le genre *Acanthoxyurus*. Dans un travail précédent nous l'avions redécrite et nous avons proposé d'en faire l'espèce type d'un sous-genre nouveau : *Petronema* Hugot, 1983 a. Depuis, nous avons (HUGOT, 1985 b) consacré un travail à l'étude morphologique des autres espèces du genre *Acanthoxyurus*. En fonction des résultats de ce travail et en raison des arguments morphologiques et zoogéographiques développés plus loin nous proposons d'isoler cette espèce

dans un genre particulier. Elle devient ; *Petronema shortridgei* (Mönning, 1931) [= *Acanthoxyurus* (*Petronema*) *shortridgei* Mönning, 1931]. SHOR.



ACANTHOXYURINI

FIG. 29. — Tribu des Acanthoxyurini Schulz, 1948

Distribution et résultats de la CAH. Abréviations :

OBUB, *Acanthoxyurus obubra* (Baylis, 1936) — VINC, *Acanthoxyurus vinceni* Quentin, 1974 — ANOM, *Acanthoxyurus anomaluri* Sandground, 1928 — ANAC, *Acanthoxyurus anacanthos* Hugot, 1985 — BEEC, *Acanthoxyurus beecrofti* Hugot, 1985 — QUET, *Idiooxyuris quentini* (Hugot, 1982) — MABO, *Zenkoxyuris mabokensis* Quentin, 1974 — SHOR, *Petronema shortridgei* (Mönning, 1931).

RÉSULTATS DE L'ÉTUDE MORPHOLOGIQUE

1. Le genre *Acanthoxyurus*

Les espèces de ce genre possèdent en commun les caractères suivants : ouverture buccale à symétrie labiale (9-9F), entourée par des lèvres peu développées (10-10F-11-11F) — dents oesophagiennes portant un denticule médian en relief (21-21F) — capsule buccale de type II (34-35F) — papilles céphaliques ventrales et dorsales rapprochées des amphides (37-38F), grosses et sessiles (40-41F) — ailes latérales triangulaires en section

transversale (46), dédoublées et interrompues au milieu du corps chez les femelles (44F-53F) — ailes cervicales présentes et dédoublées chez les mâles (53) — cuticule céphalique épaissie dans les deux sexes (59-61F), différenciée en plis céphaliques chez toutes les femelles sauf *A. anacanthos* (63F à 68F) — papilles cloacales accessoires absentes, papilles cloacales principales disposées en « carré » (71) — présence d'une languette sur la lèvre antérieure du cloaque (74) et de deux plis cuticulaires ventraux en arrière du cloaque (76) —

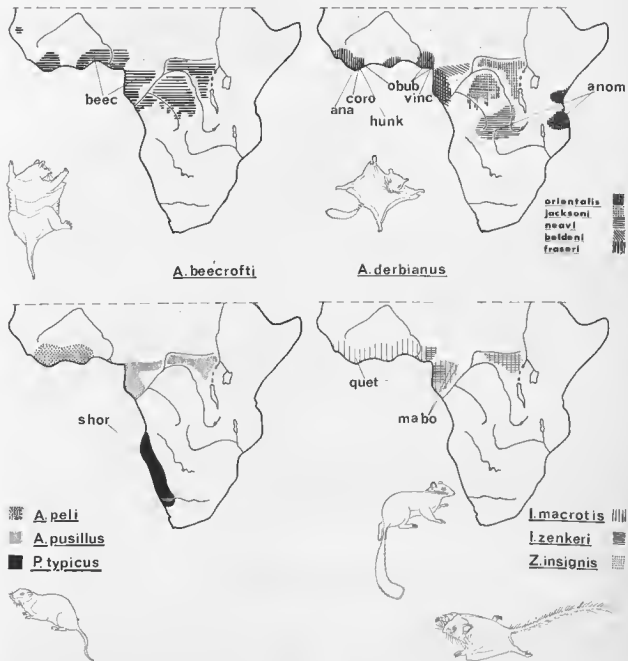


FIG. 30. — Tribu des Acanthoxyurini Schulz, 1948

Répartition géographique des parasites et des hôtes. Les espèces parasites sont représentées par leur sigle (voir figure précédente). Les plages ombrées correspondent à la répartition des espèces hôtes. Pour la répartition des Anomaluridae nous nous référons à U. Rahm (in GRZIMEK, 1975) modifiée en fonction des espèces reconnues par HONACKI *et al.* (1982).

Abréviations : A., *Anomalurus* — I., *Idiurus* — Z., *Zenkerella* — P., *Petromus*.

ballasts post-cloacaux ventraux (82) — gubernaculum allongé type *Syphacia* (87) — crochet accessoire dédoublé et hypertrophié (92) — area rugosa associant deux mamelons type *Syphacia* (110) avec des crêtes pectinées de type I (113) au niveau desquelles on observe un gradient de hauteur (115) — spermathèque précédée d'une différenciation de l'oviducte de type *Acanthoxyurus* (84F) — œufs sans opercule, dissymétriques avec une face concave (86F), rapport longueur/largeur < 2,5 (90F).

Deux espèces possèdent des caractères morphologiques plus particuliers : — 1°, *Acanthoxyurus becrofti* s'oppose à toutes les autres espèces du genre pour les caractères suivants : plateau céphalique quadrangulaire (2-2F) — lèvres non invaginées (13-13F) — papilles céphaliques accolées aux amphides chez le mâle (38) — aile latérale non dédoublée chez le mâle, discontinue chez la femelle (52F) — aile cervicale dédoublée chez la femelle (54F) — présence de plis pectinés vestigiaux chez le mâle (112) — plis céphaliques de la femelle très évolués (64F-66F). *Acanthoxyurus becrofti*, quoique étroitement apparentée aux autres espèces du genre (toutes parasites d'*Anomalurus derbianus*), semble avoir évolué de manière légèrement divergente ; — 2°, *Acanthoxyurus anacanthos* possède la plupart des caractères qui sont communs aux autres parasites d'*Anomalurus derbianus*, mais dans cette espèce la cuticule céphalique de la femelle ne s'est pas différenciée en plis céphaliques. Pour ces caractères elle peut donc être considérée comme l'espèce la plus primitive du genre.

Le genre *Petronema*

L'espèce unique de ce genre possède des apomorphies qui sont également rencontrées dans le genre *Acanthoxyurus* : dents œsophagiennes portant un denticule médian (21-21F) — capsule buccale de type II (34-35F) — cuticule céphalique épaissie chez les mâles et les femelles (59-61F) — papilles cloacales accessoires absentes, papilles cloacales principales disposées en « carré » (71) — ballasts post-cloacaux ventraux (82) — gubernaculum allongé type *Syphacia* (87).

Certains caractères apomorphes caractéristiques du genre *Acanthoxyurus* ne sont pas observés chez *Petronema* : absence d'ornementation de l'ouverture cloacale, crochet accessoire au gubernaculum non hypertrophié, area rugosa asso-

ciant des sillons transversaux sans reliefs à des crêtes pectinées sans gradient de hauteur.

Enfin on observe également chez *Petronema* des apomorphies qui témoignent d'une évolution différente : plateau céphalique en fer à cheval (6-6F) — cuticule péribuccale associant les deux types de symétrie (8-8F-9-9F) — papilles céphaliques portées par le même pédoncule (39-40F) — plis céphaliques présents chez la femelle et le mâle et d'un type différent de celui rencontré dans l'autre genre — ovéjecteur subdivisé en plusieurs segments histologiquement distincts (76F) — œufs plus allongés, rapport longueur/largeur \geq 2,5 (91F).

La répartition des caractères et surtout l'étude comparée de l'évolution des différenciations de la cuticule céphalique permettent à notre avis d'exclure une filiation directe entre le genre *Petronema* et le genre *Acanthoxyurus*. Notre première interprétation (HUGOT, 1983 a) selon laquelle le parasite de *Petromus* pouvait être considéré comme un parasite d'*Anomalurus* hyperévolué doit donc être abandonnée. Pour ces raisons et en tenant compte des arguments zoogéographiques développés plus loin il nous paraît souhaitable d'isoler le parasite de *Petromus* dans un genre particulier : *Petronema* Hugot, 1983.

Les genres *Zenkoxyuris* et *Idiuxoyuris*

Ces deux genres possèdent en commun :

— 1°, des caractères apomorphes que l'on rencontre également chez *Acanthoxyurus* et *Petronema* : capsule buccale de type II (34-35F) — papilles céphaliques grosses et sessiles (40-41F) — cuticule céphalique épaissie chez les mâles et les femelles (59-61F) — papilles cloacales principales disposées en carré (71), papilles cloacales accessoires absentes — ballasts post-cloacaux ventraux présents (82) — gubernaculum allongé, type *Syphacia* (87) — crochet accessoire dédoublé, hypertrophié comme chez *Acanthoxyurus* (92) — area rugosa associant deux mamelons type *Syphacia* (110) avec des plis pectinés (112) ; — 2°, des caractères apomorphes qui leur sont particuliers : cuticule péribuccale combinant les symétries labiales (9-9F) et interlabiales (8-8F) avec présence d'un bourrelet cuticulaire péribuccal (20-20F) — dents œsophagiennes portant des appendices digitiformes (22-22F) — présence de crêtes sagittales ventrales au niveau de l'area rugosa (122).

Ils sont différents l'un de l'autre pour les caractères suivants :

— 3°, chez *Zenkoxyuris* les papilles céphaliques sont rapprochées des amphides (3E-39F) — il n'existe pas de pseudo-lèvres chez la femelle (17F absent) — l'aile latérale et l'aile cervicale sont dédoublées deux fois (44-45F-54-55F) — il existe des ballasts post-cloacaux latéraux (E3) — au niveau de l'area rugosa les sillons transversaux ventraux ne portent pas de reliefs (108 absents) et les mamelons sont rudimentaires, les plis pectinés ne sont pas différenciés (113 et 115 absents) — l'œuf symétrique (85F) ne possède pas d'opercule ; — 4°, chez *Idiuoxyuris* les papilles céphaliques sont disposées en carré (35-36F) — il existe chez la femelle des pseudo-lèvres rudimentaires (17F) et des lames interlabiales (30F) — on observe des plis ventraux post-cloacaux du type de ceux rencontrés chez *Acan-*

thoxyuris (76) — le crochet accessoire au gubernaculum porte deux petites pointes chitinoïdes à l'apex (96) — au niveau de l'area rugosa, les sillons transversaux portent des reliefs (108), les mamelons et les plis pectinés sont bien différenciés (113-115) — l'œuf légèrement dissymétrique (E6F), possède un opercule polaire (87F).

Le parasite d'*Idiurus* diffère nettement de celui de *Zenkerella* par les caractères sexuels secondaires des mâles, par la forme des ailes cervicales et latérales dans les deux sexes et par la morphologie des œufs : les caractères céphaliques que ces parasites possèdent en commun et qui nous avaient conduit à les inclure dans le même genre ont donc très probablement été acquis par convergence et il nous paraît justifié d'isoler le parasite d'*Idiurus* dans un genre nouveau, *Idiuoxyuris* n. gen.

DISCUSSION DES RÉSULTATS DE L'ÉTUDE MORPHOLOGIQUE

L'étude morphologique montre :

— 1°, l'existence de caractères apomorphes communs aux quatre genres : cuticule céphalique différenciée ; bourse caudale munie de ballasts post-cloacaux et dont les papilles cloacales accessoires ont disparu ; gubernaculum allongé de type *Syphacia* muni d'un crochet accessoire dédoublé et toujours bien développé ; area rugosa complexe combinant les deux types fondamentaux d'ornementation (sillons transversaux et plis pectinés) ; — 2°, l'existence de différences au niveau : — de la cuticule céphalique peu différenciée chez *Zenkoxyuris* et *Idiuoxyuris*, différenciée selon deux types différents chez *Acanthoxyuris* et *Petronema* ; — de l'area rugosa

dont chaque genre a réalisé un type différent en combinant les mêmes éléments fondamentaux (fig. 6 de I à L) ; — enfin des structures buccales, des ailes latérales et cervicales et de la forme de l'œuf.

Ces différences et la répartition en mosaïque des caractères relativement primitifs ou évolués semblent exclure toute filiation directe entre ces taxons : les caractères qu'ils possèdent en commun doivent donc être interprétés, en fonction des facteurs zoogéographiques, soit comme les résultats de processus évolutifs parallèles, soit comme des caractères hérités d'un ancêtre commun.

PALÉOBIOGÉOGRAPHIE DES HÔTES

Les Anomaluridae

Les Anomaluridae, dont la répartition actuelle coïncide étroitement avec celle de la grande forêt équatoriale, sont divisés en deux sous-groupes :

— 1°, les Anomalurinae, avec un seul genre (*Anomalurus*) et quatre espèces ; — 2°, les Zenke-

rellinae, avec deux genres, *Idiurus* (deux espèces) et *Zenkerella* (une espèce). *Anomalurus* et *Idiurus* ont acquis l'adaptation au vol plané. *Zenkerella* rare et mal connu, semble avoir un habitus semblable à celui des loirs actuels. La répartition des différentes espèces est indiquée sur la figure 30 pour laquelle nous nous référons à U.

RAHM (in GRZIMEK, 1975), modifiée en fonction des espèces reconnues par HONACKI *et al.* (1982).

Les Anomaluridae étaient inconnus à l'état fossile avant la description par LAVOCAT (1973) de plusieurs formes très complètes, datées du Miocène inférieur du Kenya, et dont trois sont attribuées aux Anomalurinae et une aux Zenkerellinae. L'étude des fossiles du Kenya révèle peu de différences avec les formes actuelles : les Anomalurinae (trois espèces) sont très proches du genre *Anomalurus* et ont déjà acquis son adaptation particulière au vol plané ; le Zenkerellinae est si proche du *Zenkerella* actuel que LAVOCAT ne l'en distingue qu'au niveau spécifique. Les caractères fondamentaux du groupe, qui témoignent d'une inféodation stricte au milieu forestier, étaient donc établis dès cette époque et ses principales subdivisions déjà fixées dans leurs lignes principales. Du fait même de leur spécialisation, l'étude de ces fossiles n'apportait aucun élément permettant d'éclaircir l'origine des Anomaluridae, sinon en confirmant que ces « ... endémiques africains s'enracinent dans le vieux peuplement primitif du continent... », selon la formule de LAVOCAT.

La découverte récente par JAEGER *et al.* (1985) d'un fossile attribué aux Anomaluridae, dans l'Éocène supérieur d'Algérie, apporte, par contre, des éléments nouveaux ; en effet :

— ce fossile a été découvert dans un site où il est associé à des Phiomysidae caractérisés ; d'après WOOD & SIMONS (1968) et LAVOCAT (1973), les Phiomysidae constituent le groupe souche des Phiomorpha (voir prochain chapitre) ; la présence précoce et conjointe des deux grands groupes de rongeurs endémiques africains (Anomaluridae et Phiomysidae) est donc définitivement attestée ; — les caractères de cet Anomaluridae fossile excluent, selon les auteurs, toute relation de filiation directe avec les formes actuelles ce qui laisse supposer que ces rongeurs, aujourd'hui restreints à un petit groupe de formes étroitement apparentées et inféodées à la grande forêt pluviale, ont pu connaître en Afrique une radiation plus importante ; — ces caractères montrent également que les Anomalu-

ridae du début du Tertiaire avaient acquis des caractères dérivés communs avec les Theridomyidae (un groupe éteint de rongeurs endémiques en Europe de l'Ouest, à l'Éocène et à l'Oligocène).

Plusieurs auteurs (SIMPSON, 1945 ; LAVOCAT, 1955 ; WOOD, 1955 ; CHALINE & MEIN, 1979) avaient déjà proposé l'hypothèse de relations de parenté entre les Anomaluridae et les Theridomyidae ; cette hypothèse est par conséquent relancée par les conclusions de JAEGER *et al.* Quant à l'origine des Theridomyidae, qui pourrait donc éclaircir celles des Anomaluridae, HARTENBERGER (1980) envisageait deux possibilités : — (i) soit une origine à partir des Ischyromyoides européens, — (ii) soit une origine à partir d'immigrants asiatiques. Or, HARTENBERGER *et al.* (1985) viennent de décrire de Tunisie un nouvel Anomaluridae, qu'ils datent de l'Éocène inférieur, associé à un Ischyromyoides typique « ... en tout point comparable à certaines formes communes dans l'Éocène inférieur d'Europe et d'Amérique du Nord... » : cette découverte semble donc en accord avec le point (i). VIANEY-LIAUD (1985) apporte par contre des arguments au point (ii) et envisage la possibilité de faire dériver les Theridomyidae directement des Ctenodactyloidea asiatiques. L'origine des Anomaluridae reste, par conséquent, encore problématique : nous verrons toutefois, au chapitre « Analyse cladistique », que les résultats de la parasitologie sont plutôt en accord avec le point (ii).

Les Thyronomyidae

Ils sont, avec les Bathyergidae (rongeurs fous-seurs africains) et les Hystricidae (porcs-épics de l'Ancien Monde), les seuls survivants du vaste groupe des Phiomorpha. Les Thyronomyidae actuels ne comprennent que deux genres : *Thyronomys*, l'« aulacode », peuple les régions broussailleuses du Sénégal jusqu'à l'Afrique du Sud ; *Petromus*, le « rat des rochers », est confiné dans un territoire refuge de la steppe sub-désertique sud-africaine. LAVOCAT (1973) fait dériver ces formes d'un ancêtre miocène commun.

DISCUSSION DE LA RÉPARTITION DU GENRE *ACANTHOXYURUS*

Nous avons montré que l'espèce parasite d'*Anomalurus beccrofti* diffère par des caractères morphologiques particuliers de l'ensemble des espèces parasites d'*Anomalurus derbianus*. Les cartes de la figure 30 montrent que les répartitions géographiques des hôtes et de leurs parasites ont également des caractéristiques différentes :

— on ne distingue pas de sous-espèce chez *Anomalurus beccrofti* et on a collecté dans son tube digestif la même et unique espèce parasite en divers endroits de son aire de répartition ;

on distingue au contraire plusieurs sous-espèces chez *Anomalurus derbianus* et selon les collectes, mais parfois dans la même localité, on peut rencontrer jusqu'à quatre espèces parasites différentes.

Chez les Oxyurida parasites de Mammifères on observe, en général, une répartition du type de celle rencontrée chez *Anomalurus beccrofti* : c'est-à-dire que chaque espèce parasite correspond à une espèce ou plus fréquemment, à un genre hôte. La répartition observée chez *Anomalurus derbianus* représente donc une exception. On en connaît d'autres exemples chez les Syphaciinae, tous rencontrés dans une situation zoogéographique particulière : celle du complexe constitué par les archipels des Philippines et de la Sonde et par la presqu'île de Malacca (voir le sous-chapitre concernant les Syphaciini).

Dans ces derniers cas il est possible d'expliquer les transformations du même parasite en une série d'espèces vicariantes comme le résultat d'isolements géographiques successifs de son hôte, contemporains des régressions et transgressions marines dans cette région. Le même modèle nous paraît pouvoir être utilisé pour expliquer la répartition atypique des parasites d'*Anomalurus derbianus*.

Au cours des temps géologiques et de manière contemporaine aux glaciations et inter-glaciations du quaternaire, l'étude du paléo-climat africain permet d'attester des phases successives de régression puis d'expansion de la forêt dense humide (HAMILTON, 1981). Au cours des régressions la forêt a été restreinte à un nombre

variable de refuges qui, pour des animaux aussi étroitement adaptés à la vie arboricole que le sont les Anomaluridae, pouvaient être considérés comme autant d'îles forestières dans lesquelles ils se trouvaient momentanément isolés. Au cours des périodes d'expansion de la forêt ces isolats, ou certains d'entre eux, se trouvaient réunis : les hôtes qui ne s'étaient pas différenciés au niveau spécifique pouvaient se mélanger et échanger leurs parasites chez certains desquels des spécialisations avaient pu survenir.

Ce modèle permet également d'expliquer le double gradient de variabilité et de spécialisation observé chez les parasites d'*Anomalurus derbianus*. Lorsqu'on se déplace d'Ouest en Est, on observe que :

— 1^o, le nombre des espèces parasites diminue ; à l'extrême Ouest plusieurs espèces peuvent parasiter le même hôte au même endroit ; à l'extrême Est le même parasite est rencontré chez deux sous-espèces géographiquement bien séparées ; — 2^o, les espèces les moins spécialisées (en particulier pour les différenciations de la cuticule céphalique) sont rencontrées à l'Ouest, les espèces les plus spécialisées pour les mêmes caractères à l'Est.

Cette répartition s'explique selon nous, par l'existence sur la côte ouest des îlots forestiers les plus résistants (dont la carte correspond grossièrement à la répartition actuelle de la sous-espèce *Anomalurus derbianus fraseri* indiquée sur la figure 30), et dans lesquels pouvaient survivre et s'accumuler les espèces parasites issues des régressions précédentes. La côte ouest aurait donc pu jouer dans l'évolution du bloc forestier guinéo-congolais, le rôle que peut jouer le continent dans l'évolution d'un archipel côtier.

Il reste à expliquer pourquoi *Anomalurus beccrofti* et *Anomalurus derbianus*, dont les aires de répartitions actuelles sont très comparables (fig. 30), ont abrité des processus évolutifs de leurs parasites respectifs, aussi dissemblables. La raison en est peut-être l'écologie particulière d'*Anomalurus derbianus* qui est le seul Anomaluridae actuel capable d'occuper un milieu forestier relativement ouvert : si l'on admet qu'il a hérité

cette aptitude particulière de ses ancêtres on explique qu'il ait pu, seul, résister dans des îlots de forêt dégradée où les autres Anomaluridae ne pouvaient survivre.

Enfin, la répartition particulière d'*Acanthoxyurus anomaluri* (ANOM), qui parasite de part et d'autre de la chaîne du rift, deux sous-espèces différentes d'*Anomalurus derbianus* (fig. 30), permet peut-être de fixer un repère chronologique :

POLHILL (1968) et HAMILTON (1981) soutiennent que la forêt de la côte est de la Tanzanie existe depuis le début du Quaternaire et que les échanges entre cette zone de forêt relictuelle et le grand bloc guinéo-congolais ont été à peu près nuls pendant cette période, ce qui impliquerait une séparation de cette espèce d'avec les autres *Acanthoxyurus* et sa stabilité, depuis environ deux millions d'années au moins.

ÉVOLUTION

Le genre *Acanthoxyurus*

Les oxyures du genre *Acanthoxyurus* ont perdu la plupart des caractères que l'on peut considérer comme primitifs chez les Syphaciinae et acquis des caractères évolués très originaux. Leur répartition actuelle et leur spécificité pour le genre *Anomalurus* ne peuvent s'expliquer que comme le résultat d'une longue co-évolution hôte parasite.

Les genres *Zenkoxyuris* et *Idioxyuris*

Ces deux genres sont proches du genre *Acanthoxyurus* pour l'ensemble de leurs caractères morphologiques. Leur répartition suggère d'attribuer ces ressemblances à une longue co-évolution avec leurs hôtes communs : les Anomaluridae. Cette hypothèse est appuyée par les circonstances particulières de l'histoire paléontologique de ces rongeurs, qui ont évolué isolément en Afrique depuis probablement le début de l'Éocène et dont les formes actuelles semblent avoir très tôt accentué cet isolement en occupant des niches écologiques très spécialisées.

Les nombreuses autapomorphies observées chez

ces parasites, en particulier au niveau des caractères qui les distinguent entre eux, suggèrent d'autre part une divergence très ancienne de ces taxons d'avec leur hypothétique ancêtre commun. *Zenkoxyuris*, qui est le plus différent et a conservé le plus grand nombre de caractères relativement plésiomorphes, pourrait s'être isolé le premier.

Le genre *Petronema*

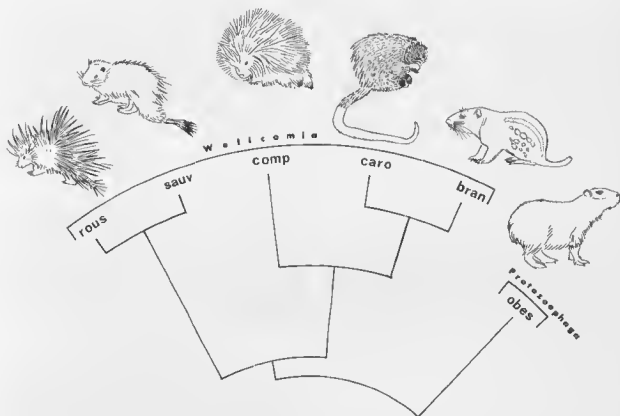
L'étude de caractères morphologiques de ce parasite permet d'exclure toute relation phylétique directe avec l'un quelconque des trois taxons précédents et permet de réfuter l'hypothèse d'une capture récente d'un parasite d'Anomaluridae par *Petronema*. Il n'en reste pas moins que ce parasite possède avec les parasites d'Anomaluridae des synapomorphies trop nombreuses pour que l'on puisse aisément admettre que ces ressemblances soient uniquement le résultat de processus évolutif convergent.

Les découvertes récentes de JAEGER *et al.* (voir plus haut) permettent d'interpréter le genre *Petronema* comme le résultat de la capture ancienne d'un parasite d'Anomaluridae primitif par un Phiomyidae contemporain.

CONCLUSION SUR LES ACANTHOXYURINI

L'ensemble de ce qui précède nous conduit à interpréter les genres *Acanthoxyurus*, *Zenkoxyuris*, *Idioxyuris* et *Petronema*, comme les formes terminales et très spécialisées d'un rameau particulier des Syphaciinae ayant probablement évolué

en Afrique depuis une époque antérieure ou contemporaine à la limite Éocène-Oligocène. Nous proposons de réunir l'ensemble de ces formes dans la tribu des Acanthoxyurini Schulz, 1948.



PROTOZOOPHAGINI

FIG. 31. — Tribu des Protozoophagini n.r. : les genres *Wellcomia* et *Protozoophaga*.

Distribution et résultats de la CAH. Abréviations :

ROUS, *Wellcomia roussilloni* Hugot, 1982 — SAUV, *Wellcomia sauvysi* Hugot, 1982 — COMP, *Wellcomia compar* (Leidy, 1856) — CARO, *Wellcomia carotodominei* Hugot, 1982 — BRAN, *Wellcomia branickii* Mc Lure, 1932 — OBES, *Protozoophaga obesa* (Diesing, 1851).

LA TRIBU DES PROTOZOOPHAGINI N. TR.

DISTRIBUTION

Ce groupe rassemble des oxyures qui sont tous spécifiques de Rongeurs Hystricognathes.

Le genre *Protozoophaga* Travassos, 1923 (fig. 31 et 32)

L'espèce type et la seule espèce de ce genre : *Protozoophaga obesa* (Diesing, 1851), OBES, est parasite d'un Rongeur Hydrochaeridae : *Hydrochaeris hydrochaeris* (L.) au Vénézuéla.

Le genre *Wellcomia* Sambon, 1907 (fig. 31 et 32)

Le genre *Wellcomia* Sambon, 1907 comprend dix espèces parasites de Rongeurs Pedetidae, Hystricidae, Erethizontidae et Dinomyidae ; l'espèce type *Wellcomia mitchelli* Sambon, 1907, MITC, a été collectée chez un *Pedetes capensis* (Forster) provenant du Zoo de Londres ; *W. stossichi* (Setti, 1897), STOS, parasite *Hystrix*

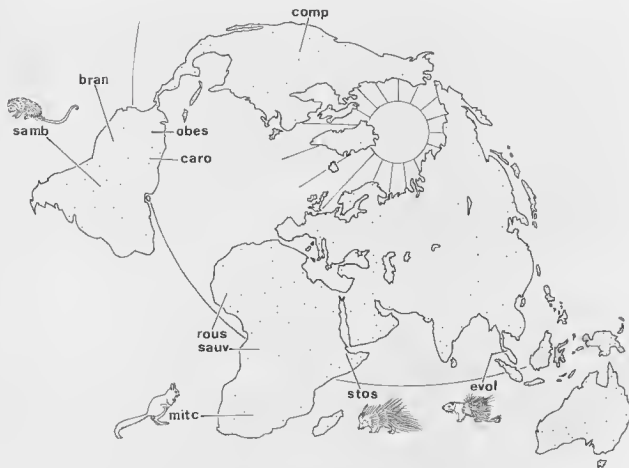


FIG. 32. — Tribu des Protozoophagini n.r. : les genres *Wellcomia* et *Protozoophaga*.

Répartition géographique des parasites et des hôtes. Sur cette figure sont représentés des espèces appartenant au genre *Wellcomia*, et dont les descriptions incomplètes n'ont pas permis leur utilisation pour l'analyse des données : SAMB, *Wellcomia samboni* Baylis, 1922 — STOS, *Wellcomia stossichi* (Selli, 1897) — MITC, *Wellcomia nitchelli* Sambon, 1907 — EVOL, *Wellcomia evoluta* (Linslow, 1899). La définition de ces espèces est donnée et discutée dans le texte.

cristata L. en Érythrée ; *W. roussilloni* Hugot, 1982 a, ROUS, parasite *H. cristata* au Sénégal ; *W. sauryi* Hugot, 1982 a, SAUV, parasite *Atherurus africanus* Gray au Gabon ; *W. evoluta* (Linstow, 1899), EVOL, parasite *Acanthion brachyura* (L.) en captivité ; *W. samboni* Baylis, 1922, SAMB, parasite *Sphiggurus spinosus* Cuvier au Paraguay ; *W. decorata* Travassos, 1923, DECO, parasite *S. spinosus* au Mato-Grosso ; *W. branickii* Mc Lure, 1932, BRAN, parasite *Dinonys branickii* Peters, localité non précisée ; *W. carolodominici* Hugot, 1982 a, CARO, parasite *Coendou prehensilis* (L.) en Guyane française ; *W. compar* (Leidy, 1856), COMP, parasite *Erethizon dorsatum* L., dans toute la région néarctique.

Quatre de ces espèces : *Wellcomia nitchelli*, *W. stossichi*, *W. evoluta* et *W. samboni* ne sont

connues que par les femelles ; la description d'une cinquième, *W. decorata*, est incomplète ; ces espèces n'ont par conséquent pas pu être utilisées pour l'analyse des données ; leur répartition géographique est indiquée sur la fig. 31 et elles seront prises en compte dans la discussion du genre.

Le genre *Helminthoxys* Freitas, Lent & Almeida, 1937

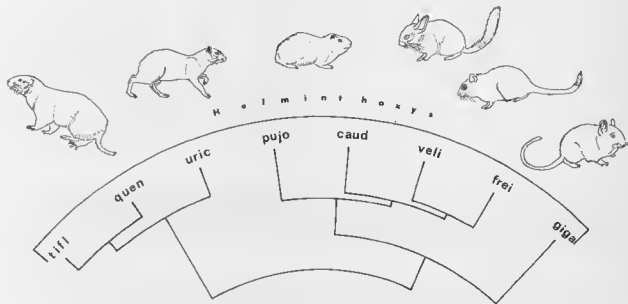
(fig. 33 et 34)

Ce genre comprend neuf espèces toutes parasites de Rongeurs Caviomorpha. L'espèce type *Helminthoxys caudatus* Freitas, Lent & Almeida, 1937, CAUD, parasite *Microcavia australis* (Geoffroy) en Argentine ; *H. velicy* Parra Ormeño,

1953, VELL, parasite *Lagidium peruanum* Meyen en Bolivie; *H. pujoli* Quentin, 1973 c, PUJO, parasite *Microcavia niata* (Thomas) en Bolivie; *H. freitasi* Quentin, 1969 a, FREI, parasite *Thrichomys aperoides* Lund au Brésil; *H. tiflophila* (Viguera, 1943), TIFL, parasite *Capromys prehensilis* Poepping à Cuba; *H. quentini* Barus, 1972, QUEN, parasite *Capromys pilorides* (Say) à Cuba; *H. urichi* Cameron & Reesal, 1951, URIC, parasite *Dasyprocta agouti* (L.) à Trinidad et en Guyane française; la dernière de ses huit espèces, GIGA, collectée chez *Octodon degus* (Molina) au Chili, avait été décrite comme l'espèce type et la seule espèce d'un genre nouveau, *Octodonthoxys* Quentin, Courtin & Fontecilla, 1975; or les résultats de l'étude morphologique montrent que rien au

niveau générique ne permet de distinguer cette espèce de celles appartenant au genre *Helminthoxys*. Nous proposons de mettre le genre *Octodonthoxys* en synonymie et ce parasite devient par conséquent : *Helminthoxys gigantea* (Quentin, Courtin & Fontecilla, 1975) n. comb. [= *Octodonthoxys gigantea* Quentin, Courtin & Fontecilla, 1975].

La description de la neuvième espèce, *H. effilatus* Schuurmans-Stekhoven, 1951 parasite de *Lagidium viscacia* (Molina) en Argentine n'est suffisante, ni pour permettre son étude par l'analyse des données, ni pour qu'il soit tenu compte de cette espèce dans l'interprétation du genre.



PROTOZOOPHAGINI

FIG. 33. — Tribu des Protozoophagini n. tr. : le genre *Helminthoxys*.

Distribution et résultats de la CAH. Abréviations :

TIFL, *Helminthoxys tiflophila* (Viguera, 1943) — QUEN, *Helminthoxys quentini* Barus, 1972 — URIC, *Helminthoxys urichi* Cameron & Reesal, 1951 — PUJO, *Helminthoxys pujoli* Quentin, 1973 — CAUD, *Helminthoxys caudatus* Freitas, Lent & Almeida, 1937 — VELL, *Helminthoxys vellyi* Parra Ormeño, 1953 — FREI, *Helminthoxys freitasi* Quentin, 1969 — GIGA, *Helminthoxys gigantea* (Quentin, Courtin & Fontecilla, 1975).



FIG. 34. - Tribu des Protozoophagini n.tr. : le genre *Helminthoxya*
Répartition géographique des parasites et des hôtes. Pour les abréviations voir la légende de la figure précédente.

RÉSULTATS DE L'ÉTUDE MORPHOLOGIQUE

Les genres *Protozoophaga* et *Wellcomia*

Les résultats de l'AFC (fig. 22 et 23) montrent une corrélation étroite des espèces appartenant aux genres *Wellcomia* et *Protozoophaga* avec les variables de l'ensemble 1. Les deux genres possèdent en commun des caractères apomorphes qui ne sont rencontrés chez aucun autre Syphaciinae (fig. 1) : présence dans les deux sexes de crêtes

sagittales sur les dents œsophagiennes et de lames interlabiales (24-25F-29-30F) — présence chez le mâle au niveau de l'area rugosa de grandes crêtes pectinées de type II, gradient transversal de la hauteur de ces crêtes, dissymétrie des rangées successives de crêtes par rapport au plan saggital (114-115-116) — trompe utérine dilatée remplie d'un épais ciment (78F) — spermathèque en dérivation type *Wellcomia* (83F).

D'autres caractères sont particuliers à l'un ou l'autre de ces deux genres :

— 1^o, dans le genre *Wellcomia* les reliefs dentaires s'articulent étroitement avec ceux des lames interlabiales réalisant à l'entrée de la bouche un système de chicanes dont, dans un travail précédent (HUGOT, 1982 a), nous avons montré que le dessin se complique progressivement lorsqu'on passe des espèces africaines parasites d'Hystricidae (*W. sauyysi*, SAUV et *W. roussillonii*, ROUS), aux espèces américaines parasites de Dinomyidae (*W. branickii*, BRAN), puis d'Erethizontidae (*W. compar*, COMP, *W. samboni*, SAMB, *W. carolodominici*, CARO); ces complications progressives de l'appareil buccal sont accompagnées par une complication également progressive des formations qui constituent l'area rugosa et l'on peut distinguer — (i) les espèces parasites d'Hystricidae africains (SAUV et ROUS) qui portent le caractère 117 — (ii) les espèces parasites d'Erethizontidae américains qui portent le caractère 118 — (iii) parmi ces dernières les parasites de *Coendou*, *Sphiggurus* et *Dinomys* (CARO, DECO et BRAN) possèdent en commun les caractères 119 et 120 et s'opposent au parasite de *Erethizon* (COMP) qui ne possède pas ces caractères.

— 2^o, dans le genre *Protozoophaga* on observe — (i) une série de caractères plésiomorphes : papilles céphaliques disposées en carré (35-36F) — gubernaculum rudimentaire sans crochet accessoire (84) — aucune des spécialisations rencontrées dans l'autre genre au niveau de l'area rugosa (117-118-119-120 absents) — pas de différenciation du vagin cuticulaire (80F absent) — œuf symétrique et sub-sphérique (85F); — (ii) des caractères témoignant d'une évolution différente : présence des deux types de symétrie au niveau de la cuticule péri-buccale (8-8F-9-9F) — crêtes sagittales sur les dents œsophagiennes en forme de spatules (26-27F) — lames interlabiales bilobées (31-32F).

Le genre *Helminthoxys*

Les résultats de l'étude morphologique montrent une corrélation des espèces appartenant au genre *Helminthoxys* avec :

— 1^o, certains caractères de l'ensemble 1 qui sont également présents chez les deux genres précédents : ouverture buccale à symétrie interlabiale (8-8F) — présence de pseudo-lèvres (18-18F-19-19F) — papilles cloacales principales alignées (68) — gubernaculum court et trapu (84-85) — crochet accessoire simple et hypertrophié orné d'un écusson post-cloacal à surface chagrinée (88-91-94) — rapport de l'œsophage au reste du corps > 7 (125) — rapport longueur/largeur de l'œuf < 2,5 (90F).

— 2^o, avec des caractères apomorphes qui sont constamment associés dans ce genre : plateau céphalique étiré latéralement (4-4F) — dents interlabiales présentes (28-29F) — papilles céphaliques ventrales et dorsales accolées aux amphides (38-39F) — présence d'une différenciation de l'oviducte analogue à celle rencontrée dans le genre *Acanthoxyurus* (84F) — area rugosa caractéristique associant des rangées ante-cloacales de crêtes pectinées de type I et plus antérieurement deux mamelons de type *Helminthoxys* (113-121). Dans un travail précédent (Hugot, 1983 b) nous avons interprété la présence de ces mamelons très particuliers comme une autapomorphie permettant de considérer le genre *Helminthoxys* comme un groupe monophylétique.

L'analyse des données (fig. 32) permet d'autre part de distinguer les espèces *H. pujoli*, PUJO, *H. caudatus*, CAUD, *H. velizi*, VELA, *H. freitasi*, FREI et *H. gigantea*, GIGA qui sont caractérisées par la présence dans les deux sexes d'ailes cervicales hypertrophiées et orientées dorsalement (caractères 55-56F et 57-59F). La dernière de ces espèces (GIGA) qui possède tous les caractères que nous considérons comme typiques du genre *Helminthoxys*, est donc plus proche des espèces de ce sous-groupe que ne le sont les trois autres espèces du genre (*H. iflophila*, TIFL, *H. quantini*, QUEN, *H. uriclii*, URIC) et il ne nous paraît pas souhaitable de la conserver dans un genre particulier.

DISCUSSION DES RÉSULTATS DE L'ÉTUDE MORPHOLOGIQUE

Le groupe *Wellcomia/Protozoophaga* d'une part, le genre *Helminthoxys* d'autre part, peuvent être considérés en fonction de ce qui précède comme constituant chacun un petit ensemble monophylétique. L'étude morphologique montre également que ces deux ensembles ont en commun les caractères suivants, diagnostiques de la nouvelle tribu des Protozoophagini :

— 1°, au niveau de la bourse caudale : — (i) la disposition des papilles cloacales (68) — (ii) la forme et l'ornementation du crochet accessoire

au gubernaculum (88-91-94). — 2°, au niveau de l'area rugosa : l'absence du caractère 107 (qui est présent chez tous les autres parasites de la sous-famille). — 3°, au niveau de l'ouverture buccale : la symétrie interlabiale (8-8F).

Seuls les caractères de la bourse caudale peuvent être interprétés comme de véritables synapomorphies et l'analyse morphologique ne permet donc pas de supposer des relations de parenté étroites entre ces deux ensembles.

PALÉOGÉOGRAPHIE DES HÔTES

Les Hystricognathes

On distingue deux grands groupes parmi les Hystricognathes actuels :

— 1°, des rongeurs de l'Ancien Monde avec : — (i) les Hystricoidea (porcs-épics eurasiatiques et éthiopiens), — (ii) les Bathyrgoidea (rongeurs fouisseurs africains) et — (iii) les Thryonomyoidea (tous africains). — 2°, des rongeurs du Nouveau Monde, les Caviomorpha, avec : — (i) les Erethizontoidea (porcs-épics américains) et — (ii) les autres Caviomorpha distribués dans trois super-familles (Octodontoidea-Cavioides-Chinchilloidea).

Ces deux grands groupes sont considérés :

— 1°, soit comme appartenant à un même ensemble : LAVOCAT (1973) propose de rassembler tous les Hystricognathes de l'Ancien Monde dans un même taxon les Phiomorpha, dont il fait également dériver les Caviomorpha ; cette hypothèse est aujourd'hui acceptée par la grande majorité des rodentologues (voir LUCKETT & HARTENBERGER, 1985). — 2°, soit comme distincts : PATTERSON & WOOD (1982) et WOOD (1985) n'acceptent ni la définition des Phiomorpha proposée par Lavocat, ni de faire dériver les Caviomorpha d'un groupe d'Hystricognathes de l'Ancien Monde.

Les Hystricidae

Ce sont les porcs-épics de l'Ancien Monde. Les premières formes connues sont datées du Miocène supérieur d'Asie où les Hystricidae semblent apparaître brusquement puisqu'on ne connaît aucune forme fossile plus ancienne qui puisse leur être directement apparentée (LAVOCAT & PARENT, 1985 ; WOOD, 1985). Les Hystricidae ont conservé certains caractères primitifs que l'on retrouve également chez les Erethizontidae (LAVOCAT & PARENT, 1985 ; WOOD & HERMANSON, 1985). LAVOCAT (1973) admet comme possible que les Hystricidae puissent être les descendants directs en Asie d'une branche ancienne des Phiomorpha, précocement immigrée dans ce continent à partir de son berceau africain.

Les Hystricidae actuels sont tous rencontrés dans les régions forestières tropicales d'Asie et d'Afrique à l'exception de leur forme la plus septentrionale, *Hystrix*, que l'on rencontre aussi dans le Sud de l'Europe, en Asie centrale et aux Indes, où elle occupe des milieux plus ouverts.

Les Erethizontidae

Ce sont les porcs-épics du Nouveau Monde. Les formes les plus anciennes, datées de l'Oligocène inférieur d'Amérique du Sud, peuvent déjà être distinguées des autres Caviomorpha contem-

porains et la plupart des rodentologues admettent que l'arrivée des Erethizontidae en Amérique puisse résulter d'une vague d'immigration particulière (PATTERSON & WOOD, 1982; BUGGE, 1985; WOODS & HERMANSON, 1985). Les Erethizontidae partagent avec les Hystricidae un certain nombre de caractères, dont certains sont primitifs (LAVOCAT & PARENT, 1985; WOODS & HERMANSON, 1985).

Les Erethizontidae actuels, tous arboricoles, sont des endémiques de la zone tropicale américaine, à l'exception de *Erethizon* qui a colonisé la région néarctique.

Les Dinomyidae

On connaît dans le Tertiaire sud-américain de nombreuses formes fossiles apparentées à cette famille qui n'est plus représentée actuellement que par un genre relicté et par une seule espèce, forestière et terrestre, réfugiée dans les vallées peu accessibles des contreforts orientaux des Andes; *Dinomys brantickii*, le pacarana. Les

Dinomyidae étaient considérés jusqu'ici comme proche des Caviodea, mais des travaux récents s'appuyant à la fois sur des arguments anatomiques et comportementaux proposent de les rapprocher des Erethizontidae (GRAND & EISENBERG, 1982; WOODS & HERMANSON, 1985).

Les autres Caviomorpha

Les Caviomorpha, connus en Amérique du Sud dès l'Oligocène inférieur, sont donc des immigrants arrivés probablement en deux vagues; l'une, la plus ancienne selon LAVOCAT & PARENT (1985), ayant apporté les Erethizontidae, la seconde les autres Caviomorpha. Ces derniers ont connu une radiation importante puisqu'on distingue quarante genres répartis dans trois super-familles. La plupart des formes actuelles sont endémiques dans la région néotropicale, y compris l'archipel des Caraïbes où les Caviomorpha sont probablement des immigrants récents venus du Sud (WOODS & HERMANSON, 1985).

DISCUSSION DE LA RÉPARTITION DU GENRE *WELLCOMIA*

Le parasite de Pedetidae

La spécificité de l'espèce type du genre, *Wellcomia mitchelli* (MITC), pour les Pedetidae est douteuse et nous ne la prendrons pas en considération pour interpréter le genre; en effet: — le matériel type aujourd'hui perdu, avait été collecté chez un animal provenant du Zoo de Londres; — cette espèce n'a jamais été retrouvée chez son hôte type.

Les parasites d'Hystricidae et d'Erethizontidae

La présence d'oxyures appartenant au même genre chez des Hystricidae (Hystricognathes de l'Ancien Monde) et chez des Erethizontidae (Hystricognathes du Nouveau Monde) a été discutée par QUENTIN (1973 a, b et c) puis par HOFFSTETTER (1972) et interprétée par eux comme un argument venant à l'appui de l'hypothèse d'une émigration des Caviomorpha ou de leurs ancêtres directs, à partir d'un berceau africain. Cette hypothèse, impliquant des relations de parenté étroites entre Phiomorpha

(sensu LAVOCAT, 1973) et Caviomorpha, a été contredite par PATTERSON & WOOD (1982) qui ont à cette occasion réfuté de façon détaillée la validité des arguments parasitologiques avancés par QUENTIN. Les critiques portaient sur les points suivants:

— 1°, les deux seules espèces alors signalées chez des porcs-épics de l'Ancien Monde (*W. evoluta*, EVDL et *W. stossichi*, STOS) avaient très probablement été collectées chez des animaux de zoo, et Quentin avait redécrit les femelles de ces deux espèces à partir de matériels anciens en assez mauvais état; PATTERSON & WOOD doutaient dans ces conditions à la fois de la validité de la diagnose, et au cas même où elle serait confirmée de la spécificité réelle de ces parasites pour les Hystricidae; or la redescription de *W. stossichi* par QUENTIN (1973 b) permet de reconnaître des caractères très proches de ceux que nous avons décrits ultérieurement chez deux parasites d'Hystricidae africains, l'une chez *Atherurus* (*W. saunysi*, SAUV), l'autre chez *Hystrix* (*W. roussilloni*, ROUS) à partir de matériels dont nous pouvons affirmer qu'ils ont été collectés dans des

conditions satisfaisantes : l'appartenance de cette espèce au genre *Wellcomia* et sa spécificité pour un Hystricidae sont donc confirmées par nos résultats.

En ce qui concerne *Wellcomia evoluta*, que LINSTOW (1899) avait attribuée à un *Acanthion* malais, la redescription de QUENTIN (1973 c) est suffisante pour que les caractères du genre soient reconnus, mais — (i) cette espèce n'a jamais été retrouvée, — (ii) les caractères décrits par QUENTIN la rapprochent des formes connues chez des Erethizontidae, plus que de celles décrites chez des Hystricidae, — (iii) aucun autre Oxyurida n'est actuellement connu chez les Hystricidae orientaux.

La spécificité de cette dernière espèce est donc toujours douteuse et nous n'en tiendrons pas compte dans l'interprétation du genre.

— 2°, la description originale du parasite de *Erethizon* (*W. compar*, COMP) par LEIDY (1856) avait été faite sur du matériel collecté chez un chat domestique ; mais ce parasite a été depuis retrouvé de nombreuses fois chez *Erethizon* dans des conditions de collecte satisfaisantes et nous ne voyons pas de difficulté à admettre sa présence chez un carnivore, signalée une seule fois, comme un cas de parasitisme occasionnel ; par

ailleurs des espèces très proches de ce parasite ont été décrites chez d'autres Erethizontidae capturés dans leur milieu naturel : *W. decorata*, DECO, chez *Sphiggurus* par TRAVASSOS (1923) et *W. carolodominici*, CARO chez *Coendou* par nous-même (HUGOT, 1982 a).

La spécificité du genre *Wellcomia* pour les Hystricidae et pour les Erethizontidae, attestée par l'étude morphologique détaillée de ces parasites et à partir de matériels dont les conditions de collecte ne peuvent pas être discutées, ne nous paraît donc plus pouvoir être mise en doute.

Le parasite de Dinomyidae

Le matériel type de cette espèce avait été collecté sur un animal captif au Zoo de New-York (Mc LURE, 1932) ; ce parasite a été retrouvé depuis chez le même hôte capturé dans son milieu naturel et redécrit par QUENTIN (1973 c) à partir de ce nouveau matériel : *Wellcomia branickii* est donc bien l'oxyure spécifique de *Dinomys*. La ressemblance de ce parasite avec ceux de *Coendou* et de *Sphiggurus* peut être interprétée soit comme le résultat d'une capture de parasites, soit comme un argument en faveur des hypothèses rapprochant les Dinomyidae des Erethizontidae (voir plus haut).

DISCUSSION DE LA RÉPARTITION DU GENRE *PROTOZOOPHAGA*

L'espèce unique de ce genre a été retrouvée de très nombreuses fois chez son hôte particulier capturé dans son biotope naturel et la spécificité de cette espèce pour *Hydrochaeris* ne fait par conséquent aucun doute. La ressemblance de cette espèce avec les parasites du genre *Wellco-*

mia, plus qu'avec ceux du genre *Helminthoxys* qui regroupe la plupart des parasites de *Caviomorpha* autres que les Erethizontidae, paraît par contre surprenante puisque aucun argument paléontologique ne permet de rapprocher les Hydrochaeridae des Erethizontidae.

DISCUSSION DE LA RÉPARTITION DU GENRE *HELMINTHOXYS*

Les deux groupes que l'analyse des données permet de distinguer dans ce genre semblent être en relation avec la localisation géographique et peut-être les particularités écologiques de leurs hôtes : on peut en effet distinguer (fig. 33) : — un

groupe septentrional dont les hôtes sont des animaux tropicaux vivant en milieux boisés, — un groupe plus méridional dont les hôtes appartiennent à la faune andine et occupent des milieux relativement ouverts.

ÉVOLUTION

On peut retenir les points suivants :

— 1°, le groupe *Wellcomia/Protozooplaga* d'une part, le genre *Helminthoxyis* d'autre part, peuvent être considérés en fonction des résultats de l'étude morphologique comme constituant chacun un petit ensemble monophylétique.

— 2°, il existe entre ces deux ensembles des ressemblances qui permettent de les distinguer des autres Syphaciinae mais non pas de les considérer comme étroitement apparentés.

— 3°, la présence chez les Caviomorpha de parasites appartenant à deux groupes morphologiquement bien différenciés est compatible avec l'hypothèse d'une immigration de ces rongeurs en deux vagues.

— 4°, la distribution du genre *Wellcomia* implique que des relations paléogéographiques étroites aient existé entre les porcs-épics du Nouveau Monde et ceux de l'Ancien Monde chez lesquels sont par ailleurs rencontrés les parasites morphologiquement les moins spécialisés ; ces résultats sont en accord à la fois avec les hypothèses proposant de considérer l'ensemble des Rongeurs Hystricognathes actuels

comme un groupe monophylétique et avec celles qui proposent pour les Caviomorpha une origine africaine.

— 5°, la présence chez *Dinomys* d'un parasite appartenant au genre *Wellcomia* est compatible avec les hypothèses apparentant les Dinomyidae aux Erethizontidae.

Nous interprétons les ensembles *Wellcomia/Protozoophaga* et *Helminthoxyis* comme deux petites lignées précocément isolées d'un tronc commun aux Syphaciinae et ayant séparément co-évolué de manière étroite avec leurs hôtes respectifs, tous Hystricognathes. Notre interprétation n'est par conséquent compatible, ni avec l'interprétation de QUENTIN (1973 c) qui envisageait de rapprocher les trois genres étudiés ici du genre nord-américain *Heteromyoxyuris* considéré comme leur possible ancêtre commun, ni avec l'hypothèse construite par PATTERSON & WOOD (1982) à partir des résultats de Quentin et qui envisageait pour l'ensemble des parasites de Caviomorpha une origine nord-américaine. Nous proposons pour expliquer l'origine de ces deux petites lignées une autre hypothèse qui est exposée au 4° chapitre.

CONCLUSIONS SUR LES PROTOZOOFLAGINI

Les deux ensembles : *Wellcomia/Protozoophaga* et *Helminthoxyis* possèdent en commun quelques synapomorphies qui justifient leur réunion dans la nouvelle tribu des Protozoophagini, ainsi qu'une répartition zoogéographique parti-

culière. Leurs autres caractères morphologiques sont toutefois trop différents pour permettre de supposer qu'il puisse exister entre eux des relations de parenté étroites.

LA TRIBU DES SYPHACIINI RAILLIET, 1916

DISTRIBUTION

Le genre *Sypharista* Quentin, 1970

Dans des travaux précédents (HUGOT, 1981 et 1985 a) nous avons reconnu dans ce genre quinze espèces que nous avons proposé de répartir en trois sous-genres :

— 1°, s. g. *Sypharista* Quentin, 1970 ; espèce type unique *Sypharista kamegaiti* Quentin, 1970, KAME, parasite de *Petaurista leucogenis* Thomas à Kanto (Japon).

— 2°, s. g. *Petauxyuris* Hugot, 1985 a ; espèce type *Sypharista (Petauxyuris) tridentata* Quentin

& Krishnasamy, 1975, *TRID*, parasite de *Petaurista petaurista* (Pallas) et occasionnellement de *Raufa affinis* (Raffles) à Sarawak Miri (Bornéo); *S. deutchulata* Quentin & Krishnasamy, 1975, *DENT*, parasite de *P. petaurista* et occasionnellement de *R. affinis* à Pankalang Lobang (Bornéo); *S. inflata* Quentin & Krishnasamy, 1975, *INFL*, parasite de *P. petaurista* et occasionnellement de *Chiropodonyx gliroides* (Blyth) à Kuala Langat (Ouest-Malaisie); *S. raniachandranii* Quentin & Krishnasamy, 1975, *RAMA*, parasite de *P. petaurista* et occasionnellement de *Pekinomyx vorderrnauui* (Jentik), à Selangor (Ouest-Malaisie); *S. cynocephali* Hugot, 1985 a, *CYNO*, parasite de *P. petaurista* et occasionnellement de *Cynocephalus variegatus* Audebert à Kampong Tekok (Ouest-Malaisie); *S. pachylabiata* Hugot, 1985 a, *PACH*, parasite de *P. petaurista* et occasionnellement de *C. variegatus* à Kampong Tekok (Ouest-Malaisie); *S. taylora* (Abdussalam, 1938), *TAYL*, parasite de *P. petaurista* à Mukteswar, Kumaon Hills (Western Himalayas); *S. indica* (Singh, 1962), *INDI*, parasite de *P. petaurista* également dans l'Himalaya; *S. sharifi* Quentin & Krishnasamy, 1975, *SHAR*, parasite de *Petaurista elegans* (Müller) à Johor (Ouest-Malaisie); *S. chahi* Quentin & Krishnasamy, 1975, *CHAI*, parasite de *P. elegans* à Johor (Ouest-Malaisie); *S. kinabaluensis* Quentin & Krishnasamy, 1975, *KINA*, parasite de *P. elegans* à Sabah (Bornéo).

Les deux espèces *S. cynocephali* et *S. pachylabiata* ont été collectées chez des Dermoptères (g. *Cynocephalus* Boddaert) : nous avons expliqué ailleurs (HUGOT, 1985 a) les raisons qui nous font néanmoins interpréter ces parasites comme spécifiques des *Petaurista*.

— 3^e, s. g. *Quentinema* Hugot, 1985 a; espèce type *Sypharista (Quentinema) callosciuri* (Quentin, 1977), *CALL*, parasite de *Callosciurus caniceps* (Gray) à Kuala Kray (Ouest-Malaisie); *S. muelli* (Quentin & Krishnasamy, 1975), *MULL*, parasite de *Pekinomyx genibarbis* (Horsfield) à Selangor Klang (Ouest-Malaisie); *S. longicaudata* (Quentin & Krishnasamy, 1975), *LONG*, parasite de *Pieromyxus pulverulentus* (Gunther) à Johor Segamat (Ouest-Malaisie).

Deux de ces espèces, *S. cynocephali* et *S. pachylabiata*, ne sont connues que par les mâles; pour deux autres d'entre elles, *S. taylora* et *S. indica*, les descriptions sont insuffisantes. Ces

espèces n'ont par conséquent pas pu être utilisées pour l'analyse des données : elles seront néanmoins prises en compte pour l'interprétation du genre.

Le genre *Syphatineria* Chabaud & Biocca, 1955

Dans un travail précédent (HUGOT, 1981) nous avons reconnu dans ce genre dix-neuf espèces que nous avons proposé de répartir en quatre sous-genres :

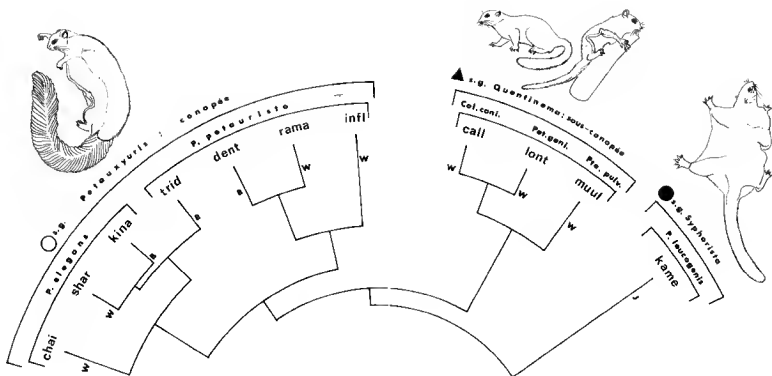
— 1^o, s. g. *Syphatineria* Chabaud & Biocca, 1955; espèce type *Syphatineria (Syphatineria) pallaryi* (Seurat, 1915 a), *PALL*, parasite de *Atlautoxerus getulus* (L.) au Maroc; *S. transafricana* Chabaud & Biocca, 1955, *TRAN*, parasite de *Xerus erythropus* (E. Geoffroy) au Sénégal et en Côte d'Ivoire et de *Xerus rutilus* (Cretzschmar) en « Abyssinie » : *S. antiqua* Hugot, 1981, *ANTI*, parasite de *X. rutilus* dans la vallée de l'Omo, en Éthiopie.

— 2^o, s. g. *Africanoxys* Hugot, 1981; espèce type *Syphatineria (Africanoxys) adami* (Quentin, 1971 b), *ADAM*, parasite de *Funisciurus pyrhopus* (Cuvier) au Congo et en République de Centrafrique, de *Funisciurus anerythrus* (Thomas) au Congo et de *Funisciurus lemniscatus* (Leconte) au Gabon et en République de Centrafrique; *S. pearsi* (Baylis, 1928), *PEAR*, parasite de *Heliosciurus gambianus* (Ogilby) au Nigeria; *S. interjecta* (Hugot, 1980 b), *INTE*, parasite de *Funisciurus isabella* (Gray) au Gabon; *S. feeri* (Hugot, 1980 b), *FEER*, parasite de *Protoxerus stangeri* (Waterhouse) au Gabon; *S. ividensis* (Hugot, 1980 b), *IVID*, parasite de *Paraxerus poensis* (A. Smith) au Gabon; *S. cepapi* Hugot, 1981, *CEPA*, parasite de *Paraxerus cepapi* (A. Smith) au Transvaal.

Une autre espèce appartenant à ce sous-genre, mais dont la description est incomplète, *S. paraxeri* (Sandground, 1933), parasite de *Paraxerus palliatus* Peters en Sud-Rhodésie (Zimbabwe), n'a pu être retenue pour notre étude.

— 3^o, s. g. *Quenteuora* Hugot, 1981; espèce type *Syphatineria (Quenteuora) funambuli* (Johnson, 1967), *FUNA*, parasite de *Funambulus pennanti* Wroughton au Rajasthan et au Népal.

Trois autres espèces ont été classées dans ce sous-genre, *S. sciuri* (Mirza & Singh, 1934),



SYPHACIINI : G. SYPHARISTA

FIG. 35. — Tribu des Syphacini Rœllet, 1916 : le genre *Sypharista*

Distribution et résultats de la CAH. Abréviations .

CHAI, *Sypharista chai* Quentin & Krishnasamy, 1975 — SHAR, *Sypharista sharif* Quentin & Krishnasamy, 1975 — KINA, *Sypharista kinabaluensis* Quentin & Krishnasamy, 1975 — TRID, *Sypharista tridentata* Quentin & Krishnasamy, 1975 — DENT, *Sypharista denticulata* Quentin & Krishnasamy, 1975 — RAMA, *Sypharista ramachandram* Quentin & Krishnasamy, 1975 — INFL, *Sypharista inflata* Quentin & Krishnasamy, 1975 — CALL, *Sypharista callosicornis* (Quentin, 1977) — LONG, *Sypharista longicaudata* (Quentin & Krishnasamy, 1975) — MUUL, *Sypharista muul* (Quentin & Krishnasamy, 1975) — KAME, *Sypharista kanegai* Quentin, 1970.

W = West-Malaysia ; B = Bornéo ; J = Japon.

P. elegans = *Petaurista elegans* ; P. petaurista = *Petaurista petaurista* ; Cal. can. = *Callosiscirus caniceps* ; Pet. gen. = *Petinomys gembarbis* ; Pte. pulv. = *Pteromyiscus pulverulentus* ; P. leucogenis = *Petaurista leucogenis*.

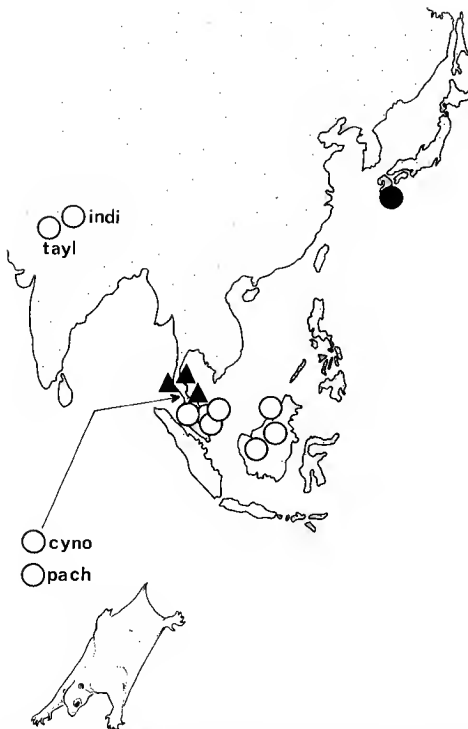


FIG. 36. — Tribu des Syphaciini Railliet, 1916 : le genre *Sypharista*.

Répartition géographique des parasites et des hôtes. Quatre espèces appartenant au genre *Sypharista* n'ont pu être utilisées pour l'analyse des données en raison de l'insuffisance de leurs descriptions. **CYNO**, *Sypharista cynocephalus* Hugot, 1985. **PACH**, *Sypharista pachylabiata* Hugot, 1985 ont été collectées chez des Dermoptères (genre *Cyncephalus*). **INDI**, *Sypharista indica* (Singh, 1962) et **TAYL**, *Sypharista taylora* (Abdussalam, 1938) ont été collectées chez *Peromyscus*. Ces espèces sont néanmoins prises en considération dans la discussion du genre (voir le texte). Pour la signification des symboles voir la figure 35.

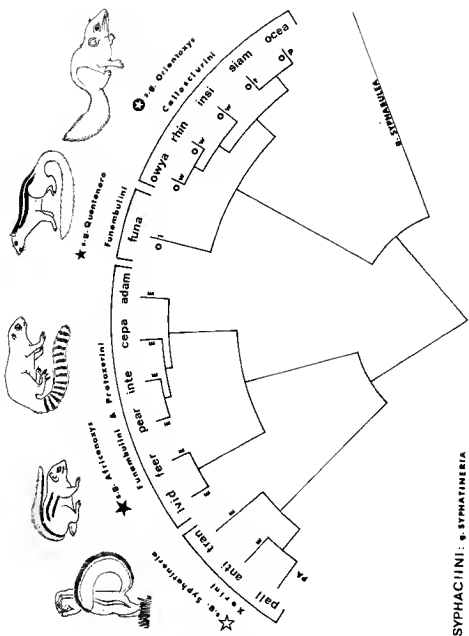


FIG. 37. — Tribu des Syphacini Railliet, 1916 : le genre *Syphatineria*.

Distribution et résultats de la CAH. Abréviations :

PALL, *Syphatineria pallaryi* (Seurat, 1915) — ANTI, *Syphatineria antiqua* Hugot, 1981 — TRAN, *Syphatineria transafricana* Chabaud & Biocca, 1955 — IVID, *Syphatineria ividensis* (Hugot, 1980) — FEER, *Syphatineria feeri* (Hugot, 1980) — PEAR, *Syphatineria pearsi* (Baylis, 1928) — INTE, *Syphatineria interjecta* (Hugot, 1980) — CEPA, *Syphatineria cepapi* Hugot, 1981 — ADAM, *Syphatineria adamii* (Quentin, 1971) — FUNA, *Syphatineria funanbulini* (Johnson, 1967) — OWYA, *Syphatineria onyanga* (Quentin & Krishnasamy, 1975) — RHIN, *Syphatineria rhinosciuri* Hugot, 1981 — INSI, *Syphatineria insignis* (Quentin, Betterton & Krishnasamy, 1979) — SIAM, *Syphatineria siamensis* Hugot, 1981 — OCEA, *Syphatineria oceanica* (Schmidt & Kuntz, 1968).

PA = région palaearctique ; E = région éthiopienne ; O = région orientale ; i = sous-région indienne ; w = West-Malaysia ; 1 = Thaïlande ; p = Philippines.

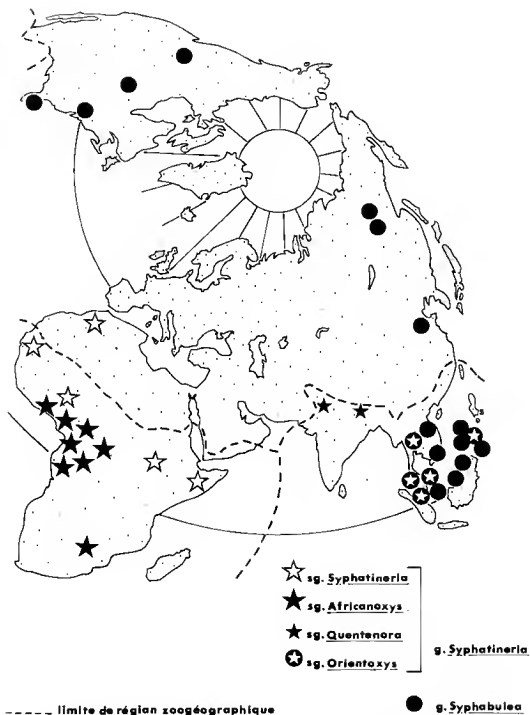


FIG. 38. - Tribu des Syphacini Railliet, 1916 : les genres *Syphatineria* et *Syphabulea*. Répartition géographique des parasites et des hôtes.

parasite de *Funambulus palmarum* (L.), localité non précisée, *S. lahorea* (Akhtar, 1955), parasite de *F. pennanti* à Lahore (Pakistan) et *Syphatineria* sp. Hugot, 1981, parasite de *F. palmarum* sur la côte de Coromandel (Inde); les descriptions de ces trois espèces sont incomplètes et elles n'ont pu être retenues pour notre étude.

— 4^e, s. g. *Orientoxys* Hugot, 1981; espèce type *Syphatineria (Orientoxys) ovyangi* (Quentin

& Krishnasamy, 1975), OWYA, parasite de *Collosciurus notatus* (Boddaert) à Selangor Klang (Ouest-Malaisie); *S. oceanica* (Schmidt & Kuntz, 1968), OCEA, parasite de *Sundasciurus steerii* (Günther) à Palawan (Philippines); *S. insignis* (Quentin, Betterton & Krishnasamy, 1979), INSI, parasite de *Lariscus insignis* (Cuvier) à Kedah Peak et Kuala Kangsar (Ouest-Malaisie); *S. siantensis* Hugot, 1981, SIAM, parasite de *Menetes herdmorei* (Blyth), à Kanchanaburi (Thaïlande);

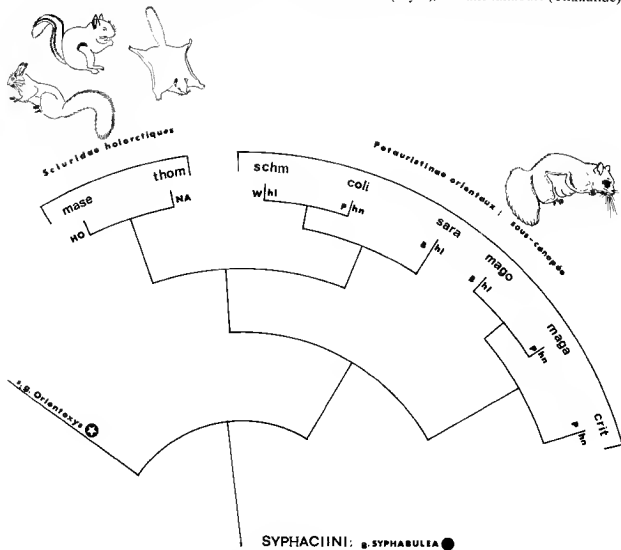


Fig. 39. — Tribu des Syphaciini Railliet, 1916 : le genre *Syphabulea*.

Distribution et résultats de la CAH. Abréviations :

MASE, *Syphabulea masei* Hugot, 1981 — THOM, *Syphabulea thompsoni* (Price, 1928) — SCHM, *Syphabulea schmidti* Quentin & Krishnasamy, 1975 — COLI, *Syphabulea coli* Quentin & Krishnasamy, 1975 — SARA, *Syphabulea sarawakensis* Quentin & Krishnasamy, 1975 — MAGO, *Syphabulea magnuspiculoides* Quentin & Krishnasamy, 1975 — MAGA, *Syphabulea magnuspicula* (Schmidt & Kuntz, 1968) — CRIT, *Syphabulea critesi* Quentin & Krishnasamy, 1975.

HO = région holarctique; NA = région néarctique; W = West-Malaysia; P = Philippines; B = Bornéo.

hi = *Hylapetes lepidus*; hn = *Hilopetes nigripes*

S. rhinosciuri Hugot, 1981, RHIN, parasite de *Rhinosciurus laticaudatus* (Müller & Schlegel) à Selangor et Kuala Lumpur (Ouest-Malaisie).

Le genre *Syphabulea* Gubanov, 1964

Ce genre comprend neuf espèces : l'espèce type *Syphabulea sobolevi* Gubanov, 1964 parasite de *Sciurus vulgaris* (L.) en Yakoutie (U.R.S.S.) dont la description est incomplète et qui n'a donc pas pu être retenue pour notre étude ; *S. schmidti* Quentin & Krishnasamy, 1975, SCHM, parasite de *Hylotropes lepidus* (Horsfield) à Johor (Ouest-Malaisie), de *Hylotropes albioniger* Hodgson en Thaïlande et *Hylotropes* sp. en Cochinchine ; cette espèce a également été occasionnellement collectée chez : *Petionomys setosus* (Temminck) à Sélangor, *Tomomys horsfieldii* (Waterhouse) à Sélangor, *Ptilocercus lowii* Gray à Sélangor et *Rattus rajah* (Thomas) à Johor Kudang Bekok, toutes ces localités étant situées en Ouest-Malaisie ; *S. coli* (Schmidt & Kuntz, 1968), COLI, parasite de *Hylotropes nigripes* (Thomas) et occasionnellement de *Rattus exulans* Allen à Palawan (Philippines) ; *S. magnispicula* (Schmidt & Kuntz, 1968), MAGA, parasite de *H. nigripes* et occasionnellement de *Sundasciurus steerii* Gunther à Palawan (Philippines) ; *S. critesi* (Schmidt & Kuntz, 1968), CRIT, parasite de *H. nigripes* et occasionnellement de *Sundasciurus steerii* à Palawan (Philippines) ; *S. magnispiculoides* Quentin & Krishnasamy, 1975, MAGO, parasite de *Hylotropes lepidus* à Sarawak Miri (Bornéo) ; *S. sarawakensis* Quentin & Krishnasamy, 1975, SARA, parasite de *H. lepidus* à Sarawak (Bornéo) ; *S. maseri* Hugot, 1981, MASE, parasite de *Glaucomys sabrius* (Shaw) et *Tamiasciurus ludsonicus* (Erxleben) dans l'Oregon, de *Eutamias sibiricus* (Lakman) en Yakoutie, de *Sciurus vulgaris* et *Sciurotaenia davidianus* (Milne Edwards) en Chine ; *S. thompsoni* (Price, 1928), THOM, parasite de *Glaucomys volans* (L.) en Virginie et en Floride.

Le genre *Syphacia* Seurat, 1916

En fonction des résultats de l'étude morphologique et des facteurs zoogéographiques exposés ci-après, nous proposons de distribuer ces parasites dans trois sous-genres :

— 1^o, s. g. *Syphacia* Seurat, 1916 ; espèce type *Syphacia (Syphacia) obvelata* (Rudolphi, 1802),

OBVE, parasite de *Mus musculus* L., cosmopolite ; *S. megaloon* Quentin, 1966, MEGL, parasite de *Mus minutoides* Smith et *Mus setulosus* Peters au Zaïre ; *S. lophuromys* Quentin, 1966, LOPH, parasite de *Lophuromys sikapusi* (Temminck) en République de Centrafrique ; *S. venteli* Travassos, 1937, VENT, parasite de *Nectomys squamipes* (Brandt) au Brésil et *Oryzomys caliginosus* (Tomes) en Colombie ; *S. alata* Quentin, 1968, ALAT, parasite de *Bolomys lasiurus* (Lund), *Oryzomys nigripes* (Olfers) et *Nectomys alfaroi* (Allen) en Colombie ; *S. stroma* (Linstow, 1884), STRO, parasite de *Apodemus sylvaticus* (L.) et *Apodemus* spp. dans la région paléarctique ; *S. emileromani* Chabaud, Rausch & Desset, 1963, EML, parasite de *A. sylvaticus* au Japon ; *S. muris* (Yamaguti, 1935), MURI, parasite de *Rattus rattus* (L.) et *Rattus norvegicus* (Berkenhout), cosmopolites, de *Rattus fuscipes* Waterhouse et *Rattus tumeiyi* Mitchell en Australie ; *S. darwini* Hugot & Quentin, 1985, DARW, parasite de *Melomys cerviniipes* (Gould) en Australie ; *S. frederici* Roman, 1945, FRED, parasite de *Apodemus sylvaticus* et *Apodemus flavicollis* (Melchior) dans la région paléarctique ; *S. odilbainae* Hugot & Quentin, 1985, ODIL, parasite de *Zygodontomys brevicauda* (Allen et Chapman) en Colombie ; *S. nigeriana* Baylis, 1928, NIGE, parasite de *Hylomyscus stella* (Thomas), *Lemniscomys striatus* (L.), *Mastomys* sp., *Praomys jacksoni* (De Winton) et *Praomys morio* (Trouessart) en République de Centrafrique, de *Taterillus gracilis* (Thomas), *Tatera valida* (Bocage), *Praomys tullbergi* (Thomas) et *Mastomys erythroleucus* (Temminck) au Nigeria, de *Gerbillus campestris* Le Vaillant en Tunisie, de *Arvicola sapidus* Miller et *Clethrionomys glareolus* (Schreber) en France, de *Microtus* spp. en Hongrie, de *Microtus gregalis* (Pallas) en Alaska, de *Microtus pennsylvanicus* (Ord) dans le Wisconsin, de *Microtus mexicanus* (Saussure) au Mexique ; *S. montana* Yamaguti, 1943, MONT, parasite de *Clethrionomys glareolus*, *Pityuys subterraneus* (de Selys) et *Microtus nivalis* (Martins) en Tchécoslovaquie, de *Microtus montebelli* en Corée, de *Clethrionomys rufocanus* (Sundewall), en Corée et au Japon ; *S. arctica* Tiner & Rausch, 1950, ARCT, parasite de *Dicrostonyx groenlandicus* Traill en Alaska.

— 2^o, s. g. *Seuratoxyuris* n. sg. ; espèce type *Syphacia (Seuratoxyuris) palangi* Ow-Yang, 1971, PAHA, parasite de *Chirodromomys gliroides* (Blyth)

à Janda Baik, Pahang (Ouest-Malaisie); *S. peromysci* Harkema, 1936, PERO, parasite de *Peromyscus leucopus* (Rafinesque) en Nord-Caroline et *Peromyscus maniculatus* (Wagner) dans l'Utah; *S. sigmondi* Quentin & Kinsella, 1972, SIGM, parasite de *Sigmodon hispidus* Say, en Floride; *S. petrusewiczii* Bernard, 1966 b, PETR, parasite de *Clethrionomys glareolus* dans la région paléarctique; *S. rauschi* Quentin, 1969 b, RAUS, parasite de *Clethrionomys rutilus* (Pallas) en Alaska; *S. oryzomyos* Quentin & Kinsella, 1972, ORYZ, parasite de *Oryzomys palustris* (Harlan) en Floride; *S. negadeiros* Quentin, 1969 b, MEGD, parasite de *Rhipidomys latimanus* (Tomes) et *Oryzomys alfari* (J. A. Allen), en Colombie; *S. criceti* Quentin, 1969 b, CRIC, parasite de *Oryzomys subflavus* (Wagner) et *Calomys callosus* (Rennegger) au Brésil; *S. evaginata* Hugot & Quentin, 1985, EVAG, parasite de *Oryzomys* sp. au Brésil; *S. phyllotios* Quentin, Babero & Cotton, 1979, PHYL, parasite de *Phyllotis darwini* (Waterhouse) au Chili.

— 3^e, s. g. *Cricetoxyrus* n. s. g.; espèce type *Syphacia (Cricetoxyrus) okuensis* Hugot & Quen-

tin, 1985, OKUE, parasite de *Lanottemys okuensis* Petter, au Cameroun; *S. mesocriceti* Quentin, 1971 b, MESO, parasite de *Mesocricetus auratus* (Waterhouse), en captivité; *S. brachyromyos* Quentin & Dessel, 1974, BRAC, parasite de *Brachyromys betsileoensis* (Bartlett) à Madagascar; *S. ramirohira* Quentin & Dessel, 1974, RAMI, parasite de *Brachyromys ramirohira* F. M. à Madagascar.

Quatre espèces appartenant certainement au genre *Syphacia* mais dont les descriptions sont incomplètes n'ont pu être utilisées pour l'analyse des données: *S. agraria* Sharpilo, 1973 parasite de *Apodemus agrarius* (Pallas) en Hongrie et en Tchécoslovaquie; *S. minuta* Greenberg, 1968 parasite de *Acomys cahirinus* (Desmaret) et *Acomys russatus* (Wagner) dans le Negev (Israël); *S. vanderbrueli* Bernard, 1961 parasite de *Micromys minutus* (Pallas) en Hongrie et en Tchécoslovaquie; *S. samorodini* Erickson, 1938 parasite de *Peromyscus maniculatus* (Wagner) et *Peromyscus leucopus* (Rafinesque) dans le Minnesota.

RÉSULTATS DE L'ÉTUDE MORPHOLOGIQUE

Les *Syphaciini*

Les résultats de l'AFC (fig. 22 et 23) montrent une étroite corrélation de l'ensemble formé par ces quatre genres avec :

— 1^o, les variables de l'ensemble 2 qui définissent pour chacune des grandes catégories de caractères une tendance évolutive particulière par rapport à l'axe 1 : ouverture buccale à symétrie labiale exclusivement (9-9F) — papilles cloacales principales disposées en « carré » (71), papilles cloacales accessoires absentes — gubernaculum allongé type *Syphacia* (87) — crochet accessoire dédoublé (89) — area rugosa constituée par des sillons transversaux munis de reliefs (107-108) — spermatheque peu différenciée type *Syphaciini* (81F) — œuf muni d'un opercule latéral (88F) — rapport longueur/largeur de l'œuf $\geq 2,5$ (91F) — rapport de l'œsophage à la longueur du corps < 6 (123).

— 2^o, certaines variables des ensembles 3 et 4 qui définissent un gradient évolutif progressif

lorsqu'on se déplace du haut vers le bas de l'axe 2 avec notamment : — (i) une modification de la forme du plateau céphalique, d'abord arrondi (1-1F), puis étiré transversalement (4-4F) accompagnée par la migration latérale des papilles céphaliques (35-36F à 37-38F) et par le développement progressif des lèvres (11-11F à 12-12F, 13-13F, 15-15F), — (ii) une complication de l'area rugosa qui se traduit par l'accroissement du nombre des mamelons (107-108 à 109-110 et 111).

L'analyse des données (fig. 23 et 24) permet d'autre part de distinguer morphologiquement :

— 1^o, d'une part les parasites de Sciuroidea chez lesquels : — le développement des formations de la cuticule péribuccale est en avance sur la migration latérale des papilles céphaliques (fig. 6 de K à L, M, N et O), — les ailes latérales sont toujours pourvues d'un squelette chitinoïde, — l'ornementation du crochet accessoire, qui apparaît parallèlement dans chacun des



FIG. 41. Tribu des Syphaciini Railliet, 1916 : le genre *Syphacia*. Répartition géographique des parasites et des hôtes.

genres, est toujours constituée par des pointes chitinoïdes.

— 2°, d'autre part les parasites de Muroidea chez lesquels : — la migration latérale des papilles céphaliques est en avance sur le développement de la cuticule péri-buccale (fig. 6 de K à P), — les ailes latérales sont dépourvues de squelette chitinoïde (sauf chez quatre espèces : BRAC, RAMI, OKUE et MESO), — l'ornementation du crochet accessoire qui apparaît parallèlement dans deux sous-genres est constituée par des écailles chitinoïdes.

Le genre *Sypharista*

Ce genre est caractérisé par la présence chez les mâles d'un crochet accessoire prolongé par

deux cornes chitinoïdes latéro-ventrales (95) et chez les femelles par la présence d'une capsule buccale de type I (34F) et d'ailes latérales le plus souvent dédoublées et relativement atrophiées (44F-48F). Les caractères 95 et 34F peuvent être interprétés comme des synapomorphies et le genre *Sypharista* pris dans son ensemble comme un groupe monophylétique. L'analyse des données permet également de retrouver les résultats principaux d'un travail précédent (HUGOT, 1985 a) dans lequel nous avons proposé la création de trois sous-genres (fig. 24 et 36).

— 1°, le sous-genre *Sypharista* : son unique espèce est celle dont la distance aux autres espèces du genre est la plus grande (fig. 34) ; c'est en effet celle de toutes qui possède le plus grand nombre de caractères relativement plésiomorphes,

avec en particulier une *area rugosa* dépourvue de mamelon, observation unique chez les Syphaciini; on y observe aussi des caractères apomorphes originaux; présence dans les deux sexes d'une ornementation cuticulaire cervicale (67-72F), chez le mâle d'une aile latérale interrompue au milieu du corps (52) et chez la femelle d'appendices digitiformes sur les dents œsophagiennes (22F).

— 2°, le sous-genre *Petauxyris*: cet ensemble est caractérisé par l'évolution de la cuticule péribuccale qui s'invagine (13-13F) entraînant la déformation des papilles céphaliques (41-42F), et chez les femelles par la subdivision des lèvres en trois lobes (14F); cette évolution est particulièrement originale puisqu'on observe toujours chez les autres Syphaciini l'évolution inverse, c'est-à-dire la tendance à la dilatation de la cuticule péribuccale.

— 3°, le sous-genre *Quentinema*: l'évolution des structures céphaliques se traduit ici par — l'éirement latéral du plateau céphalique (3-3F), — par la dilatation des lèvres (12-12F), — par l'apparition chez les femelles de reliefs cuticulaires sur les dents œsophagiennes (21F-24F).

Le genre *Syphatineria*

L'analyse des données permet de retrouver les résultats principaux d'un travail précédent (HUGOT, 1981) dans lequel nous avions proposé la création de quatre sous-genres (fig. 24 et 36). La classification (CAH) fait également apparaître une dichotomie du genre en: — un groupe africain (s. g. *Syphatineria* et s. g. *Africanoxys*), — et un groupe oriental où les sous-genres *Quenteora* et *Orientoxys* qui sont étroitement regroupés, voisinent avec le genre *Syphabulea*, également oriental (fig. 36, 37 et 38).

On ne peut mettre en évidence aucune synapomorphie permettant de définir l'un ou l'autre de ces sous-genres ou de ces ensembles comme un groupe monophylétique. Le genre *Syphatineria* doit être considéré comme un groupe paraphylétique dont les composants ont atteint parallèlement et pour chacune des grandes catégories de caractères, des grades équivalents mais avec des vitesses d'évolution différentes.

Le genre *Syphabulea*

Les espèces rassemblées dans ce genre possèdent de nombreux caractères apomorphes:

— 1°, certains sont également rencontrés dans le genre *Syphatineria* et en particulier dans le sous-genre *Orientoxys*: papilles céphaliques rapprochées des amphides (37-38F), — ailes latérales bien développées et arrondies en section transversale (47, 48-48F, 49F), — crochet accessoire portant une ornementation particulière (98-99), — toujours trois mamelons type *Syphacia* (111), — vagin cuticulaire retourné (79F).

— 2°, d'autres peuvent être interprétés comme des synapomorphies: œrides ornementées type *Syphabulea* (64-69F), œuf muni d'un grand opercule latéral (89F).

Le genre *Syphabulea* peut donc être interprété comme un groupe monophylétique.

Le genre *Syphacia*

L'analyse des données permet de reconnaître parmi les parasites regroupés dans ce genre trois groupes auxquels nous proposons de donner le statut de sous-genre (fig. 23, 24 et 39).

— 1°, le sous-genre *Cricetoxys* n. sg.: les quatre espèces BRAC, RAMI, OKUE et MESO possèdent comme les autres espèces du genre: — un plateau céphalique quadrangulaire (2-2F), — des lèvres relativement peu développées (7-7F) associées à des papilles céphaliques déjà latéralisées (36-37, 37F-38F); à la différence des autres *Syphacia* elles possèdent: — des ailes latérales bien développées, triangulaires en section transversale et pourvues d'un squelette chitinoïde (46-48, 47F-49F), — une capsule buccale de type I (33-34F).

Ces particularités les rapprochent de certains parasites de Sciuroida (fig. 23 et 24) mais: — (i) chez tous les autres *Syphacia* les ailes latérales régressent et s'atrophient en même temps que se développent les ailes cervicales, la présence d'ailes latérales bien développées peut donc être interprétée comme la rétention d'un caractère plésiomorphe; — (ii) la présence d'une capsule buccale du même type que celle rencontrée dans le genre *Sypharista* dont ces quatre espèces ne possèdent pas les autres caractères particuliers doit certainement être interprétée

comme une convergence. Il paraît donc préférable de conserver ces espèces dans le genre *Syphacia* à l'intérieur duquel nous proposons de créer pour elles un sous-genre nouveau *Criceotoxyuris* n. sg.

— 2°, le sous-genre *Seuratoxyuris* n. sg. : parmi les autres espèces rassemblées dans le genre *Syphacia* l'analyse des données permet de distinguer deux groupes (fig. 23 et 39) ; l'un d'eux rassemble dix espèces qui possèdent toutes le caractère (78) pointe caudale conique et courte. On observe parmi ces dix espèces un gradient évolutif régulier caractérisé par : — (i) l'étiement latéral progressif du plateau céphalique. — (ii) la régression de plus en plus accentuée des ailes latérales et la différenciation des ailes

cervicales et des deirides. — (iii) le développement sur le crochet accessoire d'une ornementation constituée par des bosselures chitinoïdes qui s'épaississent progressivement jusqu'à prendre l'apparence d'écaïlles. Nous proposons d'interpréter le caractère (78) comme une synapomorphie et de créer pour les espèces qui le portent le sous-genre *Seuratoxyuris* n. sg. dédié à L. G. Seurat.

— 3°, le sous-genre *Syphacia* : il regroupe les espèces qui ne possèdent aucun des caractères particuliers à l'un ou l'autre des deux sous-genres définis précédemment ; on y observe des différenciations morphologiques analogues à celles décrites dans le sous-genre *Seuratoxyuris* mais aucune d'entre elles ne peut être interprétée comme une synapomorphie.

PALÉOGÉOGRAPHIE DES HÔTES

Les Sciuroidea

Avec une cinquantaine de genres et près de trois cents espèces ces rongeurs sont présents sous des latitudes et dans des milieux extrêmement variés, dans le monde entier excepté la région australienne et Madagascar ; ils sont parasités par des Syphaciinae dans toute leur aire de répartition sauf dans la région néotropicale.

De nombreux arguments existent pour rapprocher les Sciuroidea des Aplodontoidea (PARENT, 1980 ; VIANEY-LIAUD, 1985 ; WALHERT, 1985 ; LAVOCAT & PARENT, 1985 ; LUCKETT, 1985). Les Aplodontoidea (qui ne sont plus représentés aujourd'hui que par une espèce néarctique relicte) sont présents en Amérique du Nord depuis l'Éocène et on les rattache au groupe fossile des Ischyromyoidea. Pour ces raisons l'Amérique du Nord est considérée comme le centre d'origine probable des Sciuroidea (BLACK, 1972 ; VIANEY-LIAUD, 1985).

Les premiers Sciuroidea fossiles, datés de la base de l'Oligocène, sont connus, non seulement en Amérique du Nord (EMRY & THORINGTON, 1982) ce qui est compatible avec cette hypothèse, mais également en Europe (VIANEY-LIAUD, 1974), où l'on doit alors les considérer comme des immigrants survenus après la grande coupure Éocène-Oligocène (HARTENBERGER, 1973). Or à cette époque il ne pouvait exister de relations entre les deux régions que par le détroit de

Béring et par l'Asie : malgré l'absence de preuves fossiles la présence des Sciuroidea en Asie dès la base de l'Oligocène est donc probable (BLACK, 1972). Entre cette période et le début du Miocène les seuls fossiles connus sont des formes terrestres et proviennent de la région holarctique alors que les formes actuelles sont dans leur très grande majorité arboricoles et tropicales : il en résulte que personne ne peut actuellement proposer à l'intérieur de ce groupe une classification basée sur des hypothèses phylogénétiques.

Parmi les formes terrestres connues depuis l'Oligocène deux groupes ont des descendants actuels : — (i) les Marmotini qui sont restés exclusivement américains jusqu'à la fin du Miocène ; — (ii) les Xerini qui apparaissent à la fin de l'Oligocène en Europe occidentale et méridionale, sont présents dans la région circum-méditerranéenne jusqu'au début du Pliocène (BLACK, 1972 ; SEN & THOMAS, 1979) et sont aujourd'hui relégués en Afrique dans les régions sub-désertiques depuis le Maroc jusqu'en Afrique du Sud.

Les Sciuroidea actuels sont distribués dans deux sous-familles : les Sciurinae et les Petauristinae. Les Sciurinae rassemblent les formes terrestres (Xerini et Marmotini) et des formes arboricoles distinguées en plusieurs tribus ; ces tribus sont limitées à une seule région biogéographique à l'exception : — des Funambulini qui sont présents dans la région éthiopienne et dans la région orientale ; — des Sciurini dont la

répartition est holarctique et néotropicale. Les *Petauristinae* regroupent les nombreuses formes adaptées au vol plané et sont pour la plupart rencontrés dans la région orientale. De nombreux auteurs interprètent les *Petauristinae* comme un groupe paraphylétique (GORGAS, 1967; MEIN, 1970; ENGESSER, 1979).

Les Muroidea

Les Muroidea qui avec plus de deux cents genres et près de seize cents espèces ont colonisé tous les continents et tous les milieux, représentent parmi les rongeurs actuels le groupe le plus diversifié et le plus abondant. Ils ont également connu dans le passé un succès évolutif considérable puisqu'on peut leur rapporter au moins huit radiations que les auteurs distinguent comme autant de familles (CHALINE & MEIN, 1979). Quatre de ces familles sont représentées parmi les hôtes spécifiques des Syphaciinae : les Cricetidae, les Nesomyidae, les Arvicolidae et les Muridae.

Les Cricetidae

Ils sont considérés comme le groupe souche de l'ensemble des Muroidea. Leurs origines sont encore discutées et deux hypothèses principales s'opposent actuellement :

— 1^o, pour certains (LINDSAY, 1977; FLYNN *et al.*, 1985), les premiers Cricetidae appartiendraient à un complexe de formes fossiles connues depuis l'Éocène supérieur jusqu'à l'Oligocène inférieur en Amérique du Nord; dans cette hypothèse les Cricetidae (donc les Muroidea) auraient comme les Sciuroidea une origine nord-américaine, et dériveraient du même groupe souche : celui des Ischyromyoidea qui sont les seuls rongeurs connus depuis le début de l'Éocène, dans cette région.

— 2^o, pour d'autres (HARTENBERGER *et al.*, 1975; HARTENBERGER, 1980), les fossiles américains n'ont atteint le grade cricetoïde que par convergence et le premier Cricetidae fossile incontestable est une forme datée de l'Éocène supérieur de Chine; dans cette deuxième hypothèse, l'origine des Muroidea doit donc être recherchée dans la région asiatique et VIANEY-

LIAUD (1985), s'appuyant sur des arguments anatomiques, suggère de rapprocher ces Cricetidae asiatiques anciens du groupe endémique dans cette région durant tout l'Éocène, c'est-à-dire des Ctenodactyloidea.

Dès l'Oligocène moyen les Cricetidae deviennent holarctiques et deux rameaux peuvent y être distingués : — l'un dont les représentants actuels sont les Hesperomyinae (Cricetidae du Nouveau Monde) a évolué en Amérique du Nord de façon endémique et conquis la région néotropicale au Quaternaire; — l'autre est à l'origine des radiations attribuées aux Muroidea dans l'Ancien Monde et qui semblent toutes s'être faites à partir d'un berceau asiatique.

Les Nesomyidae

Dans la faune actuelle ces formes sont représentées par les Nesomyinae tous malgaches. LAVOCAT (1973) interprète ces formes comme les survivantes d'une radiation des Cricetidae en Afrique, survenue après le rétablissement des relations terrestres entre ce continent et l'Eurasie : donc postérieurement au Miocène inférieur.

Les Arvicolidae

Les campagnols et les lemmings qui constituent cette famille sont des descendants tardifs des Cricetidae et apparaissent postérieurement au Miocène supérieur. Leur répartition actuelle est holarctique mais CHALINE & MEIN (1979) leur attribuent une origine paléarctique; leur aptitude à occuper des milieux ouverts et des climats froids leur aurait permis d'immigrer vers l'Amérique du Nord à travers le Détroit de Béring au cours du Plio-Pléistocène.

Les Muridae

Ils sont issus de Cricetidae primitifs au cours du Miocène et leur berceau est probablement à rechercher dans l'Asie du Sud-Est (CHALINE & MEIN, 1979; JAEGER *et al.*, 1985). Ils ont conquis la région paléarctique puis l'Afrique avant la fin du Miocène. Au cours du Plio-Pléistocène, et probablement en plusieurs vagues, ils ont atteint la région australienne.

DISCUSSION DE LA RÉPARTITION ET ÉVOLUTION

Le genre *Sypharista*

— 1^o, le sous-genre *Sypharista* : la morphologie particulière de son unique espèce et sa présence dans une île de la région paléarctique, alors que toutes les autres espèces du genre sont tropicales et proviennent de la région orientale, suggèrent une séparation précoce dans l'histoire du genre ; cette séparation pourrait être contemporaine de l'isolement géologique du Japon daté de la limite Oligocène-Miocène et résulter de facteurs à la fois géologiques et climatologiques puisque cette époque a également été marquée par un refroidissement général du climat et une aridification (TERMIER & TERMIER, 1979) qui ont pu repousser vers le Sud la limite des forêts.

Dans cette hypothèse l'apparition de la lignée *Sypharista*, antérieure à ces événements, pourrait être contemporaine de la conquête de la région holarctique par les Sciuroidea ; les hôtes primitifs du genre seraient les *Petaurista* ou leurs ancêtres directs.

— 2^o, les sous-genres *Petauxyuris* et *Quentinema* : si l'on admet les hypothèses précédentes la diversification de ces deux groupes orientaux pourrait être contemporaine de celle des écureuils dans la même région et aurait abouti au cours du Miocène :

— (i) à la dichotomie *Quentinema/Petauxyuris* dont QUENTIN & KRISHNASAMY (1975) ont montré qu'elle semblait correspondre à l'opposition sous-canopée/canopée, donc à la spécialisation pour des hôtes aux caractéristiques écologiques différentes ; — (ii) au développement et la spécialisation de la lignée *Petauxyuris* chez les *Petaurista* orientaux avec lesquels ils ont pu atteindre l'archipel de la Sonde à la faveur de la régression messinienne ; — (iii) à la réussite limitée de la petite lignée *Quentinema* probablement concurrencée par la lignée *Syphatineria/Syphabulea* dont les hôtes sont également les écureuils de la sous-canopée dans cette région (voir plus loin).

Enfin on observe chez *Petaurista elegans* et *Petaurista petaurista* (fig. 34) des triplets d'espèces parasites phénétiquement proches et réparties entre la Malaisie continentale (W) et Bornéo

(B). Ces espèces peuvent être interprétées comme des formes vicariantes dont l'apparition pourrait selon le modèle biogéographique déjà proposé pour expliquer les particularités de la répartition du genre *Acanthoxyurus*, avoir été contemporaine des régressions et transgressions marines successives accompagnant les glaciations quaternaires.

Le genre *Syphatineria*

L'étude morphologique nous a permis de distinguer à l'intérieur de ce genre :

— 1^o, un ensemble africain formé par : (i) le s. g. *Syphatneria* spécifique des Xerini, (ii) le s. g. *Africanoxys* spécifique des Protoxerini et des Funambulini éthiopiens.

— 2^o, un ensemble oriental formé par : (i) le s. g. *Quentenora* spécifique des Funambulini orientaux, (ii) le s. g. *Orientoxys* spécifique des Callosiurini.

Les espèces des s. g. *Quentenora* et *Syphatneria* sont relativement primitives. Les espèces du s. g. *Orientoxys* sont plus évoluées et ont atteint des stades évolutifs comparables à ceux rencontrés dans le s. g. *Africanoxys*.

La répartition zoogéographique de ces deux ensembles morphologiques suggère l'évolution symétrique d'un rameau africain et d'un rameau oriental du genre *Syphatineria* à partir de formes ancestrales qui auraient pu être présentes chez des Xerini anciens ou leurs proches parents. En effet les Xerini, qui ont occupé de la fin de l'Oligocène jusqu'au Pliocène une position charnière entre les régions correspondant aux deux ensembles actuels, sont également parmi les hôtes du genre ceux dont on connaît les restes les plus anciens et ceux chez lesquels sont rencontrés les espèces parasites les plus primitives.

Le genre *Syphabulea*

La plupart des espèces du genre sont parasites de *Petauristinae* du genre *Hylopetes* dans la région orientale. Deux espèces morphologique-

ment très proches (MASE et THOM) sont rencontrées dans la région holartétique et chez d'autres écureuils (fig. 38).

Les résultats de l'étude morphologique ont montré que le genre *Syphabulea* peut être considéré comme un petit ensemble monophylétique dont certains des caractères apomorphes sont également rencontrés dans le s. g. *Orientoxyys* (g. *Syphatineria*), avec lequel il est sympatrique dans la région orientale. Les hôtes respectifs de ces deux taxons ont en outre des caractéristiques écologiques communes puisque les Callosiurini (hôtes du s. g. *Orientoxyys*) et les Petauristinae parasités par les *Syphabulea* sont des habitants de la sous-canopée (QUENTIN & KRISHNASAMY, 1975). Ces particularités suggèrent l'existence de liens de parenté entre les *Syphatineria* orientaux et les *Syphabulea*. En effet si l'on admet notre interprétation la dispersion des *Syphatineria* orientaux s'est probablement faite au cours du Miocène ; or nous avons également postulé qu'à cette époque, le genre *Sypharista* déjà implanté chez les Petauristinae était lui-même en expansion dans cette région (voir plus haut). Il est plausible d'imaginer entre les deux lignées parasitaires (*Sypharista* et *Syphatineria*) une concurrence dont le genre *Sypharista* aurait fait les frais puisque nous avons signalé plus haut son peu de réussite chez les écureuils de la sous-canopée.

Nous interprétons par conséquent les *Syphabulea* comme des formes hyperévoluées du rameau oriental des *Syphatineria* dont l'apparition pourrait résulter de l'adaptation à des hôtes nouveaux : les Petauristinae de la sous-canopée.

On observe parmi les espèces orientales du genre *Syphabulea* des triplets d'espèces parasites phnétiquement très proches (fig. 38), répartie entre la Malaisie continentale (W), les Philippines (P) et Bornéo (B), qui peuvent être interprétés selon le modèle proposé pour expliquer la répartition du genre *Acanthoxyyris* et celle du genre *Sypharista* (voir plus haut).

La répartition zoogéographique des deux espèces holartétiques (fig. 37) montre qu'elles sont disposées selon une ligne qui relie la Chine à la Floride, à travers le détroit de Béring. L'une d'elles *S. thompsoni* (THOM) est présente des deux côtés du détroit, et chez des écureuils appartenant à plusieurs genres : *Sciurotamias*, *Sciurus* et *Tamias* dans la zone paléarctique — *Tamiasciurus* et *Glaucomyes* dans la zone néarctique. Or chez les Syphaciinae, le passage chez un hôte

nouveau s'accompagne presque toujours d'un événement de spéciation du parasite : l'absence de spécificité de *S. thompsoni* semble indiquer que l'échappée des *Syphabulea* (orientaux à leurs origines) vers la région holartétique est un phénomène récent.

Le genre *Syphacia*

— 1°, le sous-genre *Cricetoxyyris* n. sg. : trois des espèces rassemblées dans ce taxon sont parasites de Cricetidae de l'Ancien Monde et deux de ces dernières (BRAC et RAMI) sont spécifiques de Nesomyidae malgaches ; la quatrième espèce (OKUE) a été collectée chez un Muridae mais dans une situation biogéographique particulière : son hôte spécifique *Lamotemys okuensis* Petter vit dans la forêt d'altitude du Mont Oku au Cameroun, entre 2 700 m et 2 900 m. Ces quatre espèces ont également en commun : — (i) des apomorphies qui permettent de les considérer comme apparentées, — (ii) la rétention de caractères morphologiques que nous considérons comme archaïques chez les *Syphacia*.

En raison de ces particularités nous interprétons ces parasites comme les formes relictées d'une radiation ancienne des *Syphacia*, contemporaine de celle des Cricetidae dans la région paléarctique, au cours de l'Oligocène, puis de leur immigration en Afrique postérieurement au Miocène inférieur.

— 2°, les sous-genres *Syphacia* et *Seurotoxyyris* n. sg. : les répartitions de ces taxons ont des caractéristiques semblables (fig. 39 et 40) et l'on peut pour chacun d'entre eux distinguer trois groupes d'espèces : — (i) des parasites généralement étroitement spécifiques de leurs hôtes respectifs, morphologiquement primitifs, tous rencontrés dans les régions tropicales de l'Ancien Monde et presque exclusivement chez des Murinae ; — (ii) des parasites généralement peu spécifiques, morphologiquement évolués et presque tous rencontrés chez des Hesperomyinae (Cricetidae du Nouveau Monde) ; — (iii) des parasites qui pour leur spécificité et leur morphologie sont intermédiaires entre les deux groupes précédents et parasitent soit des Murinae paléarctiques, soit des Arvicolidae holartétiques.

Nous interprétons l'évolution de ces deux sous-genres de la manière suivante : leur centre de dispersion pourrait être celui de leurs hôtes

primitifs, les Murinae, l'Asie tropicale, d'où ils se seraient répandus avec ces mêmes hôtes, d'une part vers l'Afrique, d'autre part vers la région australienne, puis avec les Murinae et les Arvicolidae dans la zone paléarctique. Le passage des Arvicolidae en Amérique du Nord par le détroit

de Béring leur aurait permis plus tardivement d'entrer dans le Nouveau Monde et de coloniser les Hesperomyinae chez lesquels on ne connaît pas d'autres oxyures et qui représentaient probablement une niche écologique vide pour ces parasites.

DISCUSSION DE L'ORIGINE DES SYPHACIINI

L'étude morphologique a permis de distinguer à l'intérieur de ce groupe deux grands ensembles : l'un parasite de Muroidea et l'autre de Sciuroidea, que l'on peut probablement faire dériver des mêmes formes ancestrales et qui ont atteint parallèlement des stades évolutifs équivalents. On peut se demander lequel de ces deux groupes d'hôtes peut être considéré comme primitif. Or les propositions que l'on peut faire pour tenter de répondre à cette question et éclairer ainsi l'origine des Syphaciini, mettent en évidence des contradictions entre les résultats de l'étude morphologique des parasites et les données paléogéographiques concernant leurs hôtes. En effet :

— (1) le parasite morphologiquement le plus primitif est rencontré chez les Sciuroidea : il s'agit du *Sypharista* particulièrement archaïque décrit chez le *Petaurista* japonais ;

— (2) si l'on excepte cette espèce les formes parasites les plus primitives rencontrées dans l'un et l'autre groupe hôte se ressemblent au point d'être parfois difficiles à distinguer.

En fonction de ces deux premiers points on pourrait admettre que les Sciuroidea soient les hôtes primitifs des Syphaciini qui auraient plus tardivement contaminé les Muroidea ; le centre de dispersion probable des différentes radiations que nous avons distinguées chez les Syphaciini se situant dans l'Ancien Monde et plus particulièrement en Asie, les écureuils, qui sont d'origine

américaine auraient donc apporté avec eux des Syphaciini primitifs en immigrant dans l'Ancien Monde ; or :

— (3) c'est dans l'Ancien Monde que se sont développés les deux autres taxons ayant comme l'ensemble des Syphaciini acquis au niveau de la bourse caudale des mâles deux caractères apomorphes importants (87 et 89) : il s'agit du genre *Hilgertia* parasite de Ctenodactylidae et de la tribu des Acanthoxyurini parasite de rongeurs africains et en particulier d'Anomaluridae.

Dans une interprétation cladiste on peut définir les caractères 87 et 89 comme des synapomorphies et l'ensemble des taxons qui ont acquis ces caractères comme un groupe monophylétique. Cette interprétation qui est exposée en détail dans le 4^e chapitre, conduit à rattacher l'ensemble des Syphaciini à un rameau particulier des Syphaciinae ayant évolué dans l'Ancien Monde : on doit alors admettre que les Sciuroidea ont été contaminés par les Syphaciini après leur arrivée ce qui exclut qu'ils puissent être leurs hôtes primitifs.

Il est alors possible de proposer les Muroidea comme hôtes primitifs en accord avec les hypothèses qui postulent pour ces derniers une origine asiatique à une époque antérieure à celle de l'arrivée des Sciuroidea dans la même région, mais cette interprétation est en contradiction avec les points (1) et (2) exposés ci-dessus.

CONCLUSIONS SUR LES SYPHACIINI

Les genres *Sypharista*, *Syphatineria*, *Syphabulea* et *Syphacia* qui possèdent en commun de nombreuses apomorphies forment un groupe

particulièrement homogène et nous proposons de rassembler l'ensemble de ces formes dans la tribu des Syphaciini Railliet, 1916.

ANALYSE CLADISTIQUE. ÉVOLUTION COMPARÉE DES SYPHACIINAE ET DE LEURS HÔTES

HYPOTHÈSES PHYLOGÉNÉTIQUES

Les résultats de l'étude morphologique permettent de regrouper les espèces étudiées en quinze genres eux-mêmes rassemblés dans cinq tribus et suggèrent que les subdivisions systématiques ainsi définies puissent correspondre à autant de petites lignées évolutives ayant développé des dispositions anatomiques homologues à partir des mêmes structures primitives. Ces résultats sont confirmés par l'étude détaillée des facteurs zoogéographiques qui montrent : — qu'à chacune de ces petites lignées correspond un groupe d'hôtes particulier ; — que la répartition actuelle de ces parasites chez leurs hôtes spécifiques peut dans la plupart des cas être interprétée comme le résultat d'une longue co-évolution.

En fonction de ce qui précède nous faisons les

hypothèses suivantes : — 1°, les Syphaciinae pris dans leur ensemble pourraient être interprétés comme un groupe monophylétique ; — 2°, chacune des subdivisions de la sous-famille pourrait également être interprétée comme un groupe monophylétique ; — 3°, l'apparition et la différenciation des Syphaciinae pourraient avoir été contemporaines de la radiation initiale et de la dispersion des principaux groupes de Rongeurs et peut être de l'ensemble des Glires.

Dans la suite du présent chapitre nous chercherons à vérifier ces hypothèses : — 1°, en analysant cladistiquement les relations phylétiques possibles entre les genres et les tribus ; — 2°, en comparant les résultats ainsi obtenus avec les hypothèses actuelles concernant l'évolution des Rongeurs et des Lagomorphes.

ANALYSE CLADISTIQUE

CONSTRUCTION DES CLADOGRAMMES

Représentation des caractères

Les caractères choisis pour base de l'analyse cladistique sont : le gubernaculum et son crochet accessoire, l'area rugosa et la disposition des papilles cloacales. Les raisons qui nous ont fait choisir ces caractères ont été exposées au 1^{er} chapitre.

Les caractères représentés sur les cladogrammes

de la figure 42 correspondent aux variables définies au 2^e chapitre, ordonnées selon les morphoclines des figures 11, 13 et 16 avec deux exceptions : — pour la disposition des papilles génitales nous nous sommes servi directement des états de caractères représentés sur la figure 11, les caractères 11 A à 11 H correspondent par conséquent aux dessins de cette figure ; — le caractère (112 —) correspond à la perte du

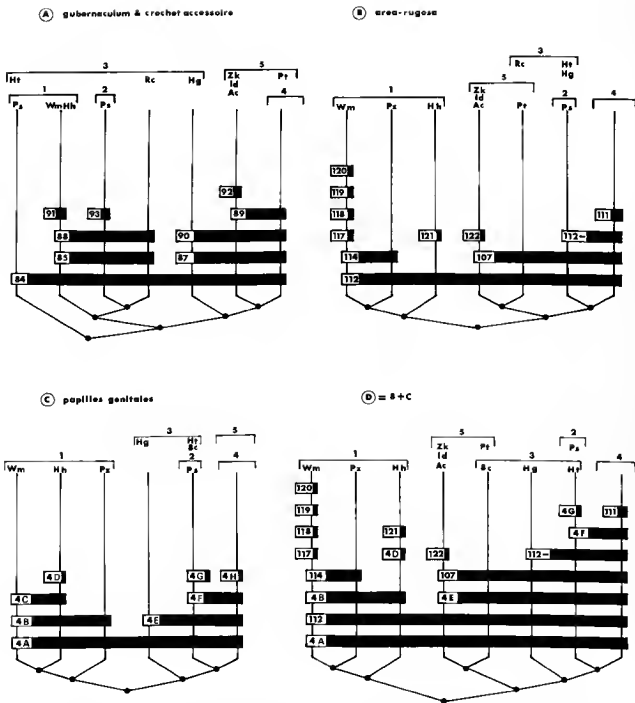


FIG. 42. — Cladogrammes A, B, C et D (= B + C).

Les états synapomorphes et autapomorphes sont figurés en noir. Les genres sont représentés par un sigle et les tribus par une accolade (voir explications dans le texte).

caractère (112) considérée comme un apomorphie. Les caractères représentés sur le cladogramme de la figure 43 sont : — ceux utilisés pour construire les cladogrammes de la figure précédente ; — des autapomorphies qui permettent d'interpréter certains des genres comme des groupes monophylétiques ; — d'autres caractères apomorphes présents chez la plupart des taxons étudiés mais dont, dans notre interprétation, nous devons admettre qu'ils ont été acquis par convergence. Les états synapomorphes et autapomorphes sont figurés en noir. Les caractères acquis par convergence sont figurés en grisé.

Représentation des taxons

Les genres sont représentés par un sigle et les tribus par un nombre de 1 à 5 et une accolade comme suit :

- 1 = Protozoophagini : Pz = *Protozoophaga*, Wm = *Wellcomia*, Hh = *Helminthoxys*
- 2 = Passalurini : Ps = *Passalurus*
- 3 = Hilgertiini : Hg = *Hilgertia*, Rc = *Rauschti-neria*, Ht = *Heteromyoxyrus*
- 4 = Syphaciini, Sst = *Sypharista*, Stn = *Syphatineria*, Spc = *Syphacia*, Spb = *Syphabulea*
- 5 = Acanthoxyurini, Pt = *Petronema*, Zk = *Zenkoxyurus*, Id = *Idiouxyrus*, Ac = *Acanthoxyurus*.

DESCRIPTION DES CLADOGRAMMES

Cladogrammes A, B et C

(fig. 42)

Chacun de ces cladogrammes n'utilise qu'une seule catégorie de caractères. On peut faire les remarques suivantes : — les Protozoophagini [1] sont retrouvés comme un groupe monophylétique en B et C ; — les Hilgertiini [2] et les Passalurini [3] sont toujours étroitement associés et les Hilgertiini apparaissent dans tous les cas comme un groupe paraphylétique ; — les Syphaciini [4] apparaissent toujours comme un groupe monophylétique et les caractères utilisés ne permettent pas de distinguer entre eux les genres qui le composent ; — les Acanthoxyurini apparaissent comme un groupe paraphylétique en A et B et dans ces deux cas les trois genres parasites d'*Anomaluridae* (Zk, Id et Ac) sont étroitement associés et opposés au genre unique parasite de *Thryonomys* (Pt).

Cladogramme D

(fig. 42)

Dans un deuxième temps nous avons expérimenté les différentes combinaisons possibles entre les cladogrammes A, B et C : parmi celles-ci nous avons choisi l'association B + C qui permettait le mieux de retrouver chacune des cinq tribus comme un groupe monophylétique ainsi qu'un arrangement des genres à l'intérieur des tribus

également conforme aux résultats obtenus précédemment ; le résultat est figuré sur le cladogramme D, qui combine les cladogrammes B et C. Plusieurs variantes de ce cladogramme étaient possibles :

- chez les Protozoophagini [1] le genre *Wellcomia* pouvait être associé, soit avec le genre *Helminthoxys* pour le caractère 11 C, soit avec le genre *Protozoophaga* pour le caractère 114. Nous avons choisi la deuxième variante puisque ces deux genres possèdent également des structures céphaliques voisines et deux synapomorphies importantes au niveau des caractères sexuels femelles : 78F et 83F.
- les Acanthoxyurini [5] pouvaient, soit être associés aux Syphaciini [4], soit être représentés dans la position figurée sur le cladogramme D, que nous avons choisie parce que conforme aux résultats du chapitre précédent.

Cladogramme E

(fig. 43)

Ce cladogramme est obtenu en combinant le cladogramme D avec le cladogramme A : il est donc construit à partir des trois séries de caractères utilisées précédemment. Plusieurs variantes étaient également possibles parmi lesquelles nous avons choisi la solution la plus parcimonieuse permettant de vérifier les résultats du chapitre

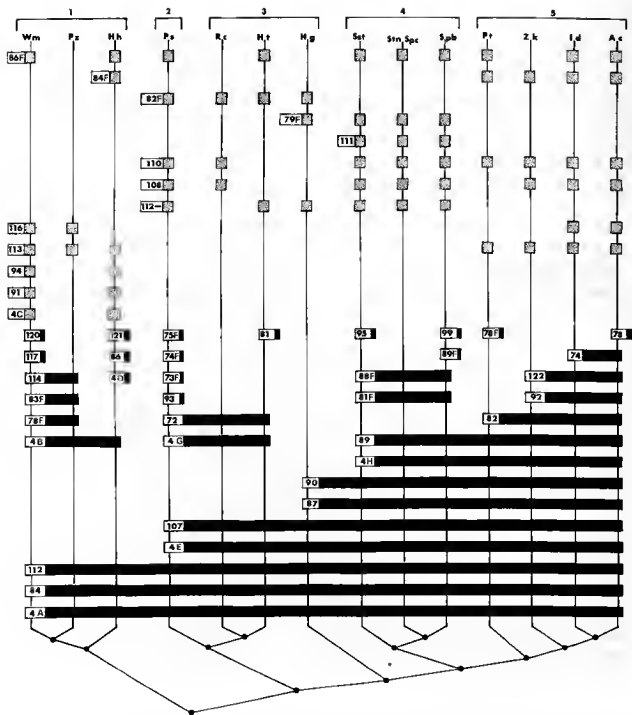


FIG. 43. — Cladogramme E (= D + A).

Les caractères figurés sont : — ceux utilisés pour construire les cladogrammes de la figure précédente, — des caractères autapomorphes permettant d'interpréter certains genres comme des groupes monophylétiques, — des caractères apomorphes dont dans notre interprétation nous devons admettre qu'ils ont été acquis par convergence. Les caractères synapomorphes et autapomorphes sont figurés en noir, les caractères acquis par convergence, sont figurés en gris.

précédent et les hypothèses faites au début du présent chapitre, c'est-à-dire que :

- 1^o, la sous-famille des Syphaciinae apparaît comme un groupe monophylétique défini par trois synapomorphies.
- 2^o, à l'exception des Hilgertiini chaque tribu apparaît également comme un groupe monophylétique.
- 3^o, à l'exception des genres *Syphatineria* et *Syphacia* chaque genre apparaît comme un groupe monophylétique défini par une ou plusieurs autapomorphies.
- 4^o, à l'intérieur des tribus l'arrangement des genres est également conforme aux résultats obtenus précédemment, par exemple : — chez les Protozoophagini [1] les genres *Wellcomia* et *Protozophaga* sont associés et opposés au genre *Helminthoxys*; — chez les Acanthoxyurini [5] les trois genres parasites d'Anomaluridae, *Zenkoxyuris*, *Iduoxyuris* et *Acanthoxyurus* sont rassemblés et s'opposent au parasite de Thyronomyidae : *Petronema*.

Sur ce cladogramme les groupes se répartissent de la manière suivante :

- la première dichotomie oppose les Protozoophagini [1] c'est-à-dire les Syphaciinae para-

sites de Rongeurs Hystricognathes (moins les Thyronomyidae), à l'ensemble des autres taxons, c'est-à-dire aux Syphaciinae parasites de Lagomorphes et de Rongeurs Sciuromnathes (plus les Thyronomyidae).

- la seconde dichotomie oppose : — (i) les Passalurini [2] et une partie des Hilgertiini [3], c'est-à-dire les Syphaciinae parasites de Leporidae et des Syphaciinae du Nouveau Monde parasites de Rongeurs Sciuromnathes (Heteromyidae, Marmotini), avec — (ii) le genre Hilgertia, les Syphaciini [4] et les Acanthoxyurini [5] c'est-à-dire des Syphaciinae de l'Ancien Monde parasites de Rongeurs Sciuromnathes (Ctenodactylidae, Sciurini, Cricetidae, Muridae, Anomaluridae) et de Thyronomyidae.

Ce cladogramme permet donc de reconnaître parmi les Syphaciinae trois ensembles : — 1^o, des parasites de Rongeurs Hystricognathes, — 2^o, les Syphaciinae du Nouveau Monde, — 3^o, les Syphaciinae de l'Ancien Monde, correspondant chacun à des localisations géographiques et (ou) à des groupes d'hôtes particuliers. Dans la suite, les résultats de cette analyse seront comparés avec les hypothèses actuelles concernant l'évolution initiale des Rongeurs et des Lagomorphes, qui sont elles-mêmes résumées schématiquement sur les figures 44 et 45.

HYPOTHÈSES CONCERNANT L'ÉVOLUTION DES RONGEURS ET DES LAGOMORPHES

LE CONCEPT DE GLIRES

Les Rongeurs (= Simplicidentés) et les Lagomorphes (= Duplicidentés) ont successivement été réunis dans la même unité taxonomique, la cohorte ou super-ordre des Glires, puis distingués en deux ordres indépendants (GRASSÉ & DEKEYSER, 1955; VIRET, 1955; HARTENBERGER, 1985). Des découvertes paléontologiques et des travaux récents tendent à réhabiliter le taxon Glires et à lui donner une valeur phylogénétique. En particulier, la découverte dans le Paléocène supérieur de Chine d'une forme chez laquelle coexistent des caractères apomorphes rencontrés

indépendamment dans les deux groupes : *Heomys orientalis* Li, 1977. *Heomys* est interprété comme une forme de transition entre, d'une part les Lagomorphes et certains Mammifères fossiles qui leurs sont apparentés, d'autre part les Ctenodactyloidea les plus primitifs, également originaires d'Asie, et que de nombreux rodentologues considèrent actuellement comme le possible groupe-frère de l'ensemble des Rongeurs (HARTENBERGER, 1980; LUCKETT & HARTENBERGER, 1985).

Aux arguments morphologiques évoqués ci-dessus on a pu proposer d'ajouter un argument

comportemental (GRASSÉ & DEKEYSER, 1955) : les Rongeurs et les Lagomorphes ont en commun la pratique de la cæcotrophie. Cet argument sera discuté dans la conclusion.

BASES MORPHOLOGIQUES DE LA CLASSIFICATION INFRA-ORDINALE DES RONGEURS

Depuis BRANDT (1855) les principales subdivisions infra-ordinales proposées pour les Rongeurs sont basées sur des particularités de l'insertion des muscles masticateurs et plus particulièrement du masseter. En fonction de ces particularités on peut distinguer plusieurs types différemment combinés par les auteurs pour construire les classifications et auxquels on a voulu dans certains cas attribuer une valeur phylogénétique :

- 1°, concernant l'insertion du muscle masseter sur le maxillaire on a distingué un type primitif protogomorphe et plusieurs types dérivés : sciurinomorphe, hystricinomorphe et myomorphe.
- 2°, concernant l'insertion de ce muscle sur la mandibule on a distingué un type primitif sciurognathe et un type dérivé hystricognathe (voir GRASSÉ & DEKEYSER, 1955 ; WOOD, 1974).

Il a été montré que les stades hystricinomorphe et myomorphe avaient été atteints plusieurs fois

de manière convergente (WOOD, 195E ; VIANEY-LIAUD, 1985) : selon une perspective cladiste seuls les types sciurinomorphe et hystricognathe sont donc encore susceptibles de servir à définir des ensembles monophylétiques. En ce qui concerne le stade sciurinomorphe la plupart des auteurs semblent actuellement admettre qu'il a pu n'être atteint qu'une seule fois (HARTENBERGER, 1985 ; VIANEY-LIAUD, 1985). En ce qui concerne le stade hystricognathe il n'en va pas de même. Les discussions à ce sujet divisent profondément les rodentologues et l'on peut les résumer par deux questions : — le stade hystricognathe a-t-il été atteint une ou plusieurs fois au cours de l'évolution ? — quelle que soit la réponse donnée à cette question : les Hystricognathes actuels peuvent-ils, ou doivent-ils être considérés comme un groupe monophylétique ?

Selon les réponses proposées on peut envisager de manière très différente non seulement l'histoire des Hystricognathes actuels, mais également l'origine de l'ensemble de l'ordre.

ORIGINE ET DISPERSION DES RONGEURS

« *Virtually every aspect of comparative biology... from paleontological to molecular, corroborates monophyly of the order Rodentia in relation to other Eutheria.* » (LUCKETT & HARTENBERGER, 1985). Si les Rongeurs peuvent être considérés comme un groupe monophylétique la question se pose d'essayer de déterminer parmi les rongeurs fossiles actuellement connus lesquels peuvent être proposés comme groupe souche. Deux théories s'opposent à ce sujet : la plus ancienne propose comme groupe souche les Ischyromyoidea, la plus récente les Ctenodactyloidea.

Les Ischyromyoidea

Pendant longtemps ces rongeurs datés de l'Éocène inférieur d'Amérique du Nord ont été les plus anciens fossiles connus et la plupart des auteurs ont admis à la suite de WOOD (195E)

qu'ils pouvaient être considérés comme la souche ancestrale de l'ensemble du groupe.

Selon cette hypothèse ancienne l'essentiel de l'histoire initiale des Rongeurs se serait déroulée durant l'Éocène entre l'Amérique du Nord et l'Europe, reliées au début de cette période par un passage nord-atlantique (un bras de mer séparait alors l'Europe et l'Asie). Quant aux Hystricognathes, Wood admet que les formes actuelles aient pu avoir des ancêtres communs pour lesquels il propose un groupe particulier d'Ischyromyoidea nord-américains : les Framimorpha (voir PATTERSON & WOOD, 1982).

Les Ctenodactyloidea

Dans l'hypothèse ancienne ces rongeurs étaient considérés comme dérivant des Ischyromyoidea par l'intermédiaire d'un autre groupe fossile asiatique : les Chapattimyidae. Or : — 1°, ces

derniers sont maintenant interprétés comme des Ctenodactyloidea *sensu stricto* (WOOD, 1977) : — 2°, de nombreuses et récentes découvertes fossiles montrent que, — (i) les Ctenodactyloidea, qui sont présents en Asie depuis l'Éocène inférieur, sont donc au moins aussi anciens que les Ischyromyoidea (DAWSON & KRISHANKA, 1984), — (ii) il paraît difficile de faire dériver ces Ctenodactyloidea primitifs d'un autre groupe contemporain, sinon des formes apparentées à *Heomys* (HARTENBERGER, 1980).

Les Ctenodactyloidea primitifs pourraient par conséquent représenter le groupe souche de tous les Rongeurs, au sein desquel se seraient précocement différenciés : un groupe nord-américain, correspondant aux Ischyromyoidea et un groupe asiatique correspondant aux Ctenodactyloidea (LUCKETT & HARTENBERGER, 1985).

Les Hystricognathes

On peut distinguer deux grands groupes parmi les Hystricognathes actuels :

- 1°, des rongeurs de l'Ancien Monde : les *Phiomorpha* eurasiatiques, avec — (i) les *Hystricidae*, porcs-épics eurasiatiques et éthiopiens, — (ii) les *Bathyergidae*, rongeurs africains, — (iii) les *Thryonomyidae*, également africains.
- 2°, des rongeurs du Nouveau Monde, les *Caviomorpha* qui sont des immigrants arrivés au début du Tertiaire en Amérique du Sud où ils ont connu une radiation importante. Parmi les *Caviomorpha* actuels on distingue : — (i) les *Erethizontidae*, porcs-épics américains, — (ii) les autres *Caviomorpha* distribués dans trois super-familles (*Cavioida* — *Octodontoida* — *Chinchilloidea*).

Depuis de nombreuses années deux hypothèses s'opposaient concernant l'origine des Hystricognathes : — 1°, selon WOOD, *Phiomorpha* et *Caviomorpha* doivent être considérés comme des branches distinctes, lointainement apparentées, ayant acquis par convergence des caractères apomorphes semblables (PATTERSON & WOOD, 1985; WOOD, 1985); — 2°, selon LAVOCAT (1973; 1971) les *Phiomorpha* doivent être considérés comme le groupe souche de tous les Hystricognathes actuels.

La seconde hypothèse implique une stricte monophylie pour l'ensemble du groupe et semble

mieux rendre compte des nombreuses et importantes ressemblances observées entre *Phiomorpha* et *Caviomorpha*. On peut toutefois lui reprocher : — de ne pas proposer d'explication concernant l'origine des *Phiomorpha*, c'est-à-dire concernant les relations de l'ensemble des Hystricognathes avec les autres rongeurs; — toute l'histoire connue des *Phiomorpha* s'étant déroulée en Afrique, de faire intervenir un transport transatlantique par radeau pour expliquer l'arrivée des *Caviomorpha* en Amérique.

Or des résultats récents, nombreux et pluridisciplinaires viennent renforcer l'hypothèse de la monophylie (LUCKETT & HARTENBERGER, 1985) affaiblissant par conséquent l'hypothèse de WOOD, et de nouvelles découvertes fossiles permettent peut-être d'apporter un début d'explication à l'origine des Hystricognathes. HUSSAIN *et al.* (1978) proposent de faire dériver les *Phiomorpha* et les *Caviomorpha* de certains Ctenodactyloidea éocènes primitifs d'Asie : les *Chappatimyidae*. JAEGER *et al.* (1985) interprètent les caractères dentaires des *Phiomorpha* primitifs récemment découverts dans l'Éocène supérieur d'Afrique du Nord, comme intermédiaires entre ces mêmes *Chappatimyidae* et des *Phiomorpha* africains plus tardifs. Pour ces auteurs les Ctenodactyloidea se seraient scindés dès l'Éocène inférieur en deux groupes vicariants isolés de part et d'autre de la Thétys : — (i) un groupe nord-thétysien et laurasiatique : les Ctenodactyloidea *sensu stricto*, — (ii) un groupe sud-thétysien isolé dans ce qui est maintenant l'Inde péninsulaire : les *Chappatimyidae* considéré comme le groupe frère de l'ensemble des *Phiomorpha*.

D'autres travaux récents montrent en effet que des échanges de faune ont eu lieu entre la Laurasie et le Deccan dont la position était alors plus australe, dès la limite Crétacé-Paléocène (SAHNI *et al.*, 1982) et se sont poursuivis de façon intermittente durant l'Éocène (SAHNI *et al.*, 1981) : la Thétys aurait donc joué le rôle d'un filtre entre la Laurasie et une hypothétique province sud-thétysienne, dont l'existence n'est pour le moment qu'une hypothèse de travail des paléontologues, et qui aurait vu se développer durant cette période une faune endémique (HARTENBERGER, 1982; DE BONIS *et al.*, 1985).

Il reste évidemment à expliquer comment les *Caviomorpha* ont pu en une ou plusieurs vagues et avant le début de l'Oligocène, peupler l'Amérique du Sud alors isolée : aucune des hypothèses

proposées actuellement ne repose sur des arguments décisifs et il paraît prudent de se limiter à constater que « ... la fin de l'Éocène ou le début de l'Oligocène ont vu l'isolement de l'Amérique du

Sud rompu pendant une brève période ... au cours de laquelle ... un filtre sélectif et provisoire a permis des immigrations sur ce territoire ... » (HARTENBERGER, 1982).

RÉCAPITULATION DES PRINCIPALES HYPOTHÈSES

En fonction de ce qui précède et en tenant compte également des données exposées au chapitre précédent on peut résumer les principales hypothèses paléogéographiques concernant les hôtes des Syphaciinae de la manière suivante (fig. 44 et 45) :

- (1) les Rongeurs et les Lagomorphes pourraient être considérés comme des groupes frères dont les ancêtres communs devraient être recherchés au sein de la faune Paléocène d'Asie.
- (2) les Rongeurs actuels semblent pouvoir être considérés comme un groupe monophylétique.
- (3) les Ctenodactyloidea les plus anciens, connus en Asie dès l'Éocène inférieur, pourraient constituer le groupe souche de tous les Rongeurs.
- (4) dès l'Éocène inférieur, plusieurs grands groupes peuvent être reconnus parmi les Rongeurs :

(i) en Amérique du Nord, en Europe et en Afrique, les Ischyromyoida dont les Geomyoidea (donc les Heteromyidae), les Aplodontoidea (donc les Sciuroidea), et peut-être les Muroidea actuels (alternative au point iii) pourraient dériver ; — (ii) les Anomaluroidea en Afrique ; ces derniers sont probablement liés aux Theridomyidae européens dont les origines restent imprécises, mais pour lesquels on a proposé alternativement : soit une parenté avec les Ischyromyoida européens, soit une parenté avec les Ctenodactyloidea asiatiques ; — (iii) les Ctenodactyloidea au nord de la Téthys, en Laurasia, dont dérivent les Ctenodactylidae actuels et peut-être (alternative au point i), les Muroidea actuels ; — (iv) les Chapattimyidae dans le Deccan au sud de la Téthys, dont pourraient dériver les Phiomorpha africains, puis les Caviomorpha sud-américains ; dans ce dernier groupe on distingue dès l'origine deux ensembles : les Erethizontidae (porcs-épics du Nouveau Monde) et les autres Caviomorpha.

ÉVOLUTION COMPARÉE DES HÔTES ET DES PARASITES

CONSTRUCTION DES DENDROGRAMMES

L'ensemble des données résumées au paragraphe précédent permet de construire le dendrogramme n° 1 de la figure 44, puis le dendrogramme n° 2 de la figure 45 : ce dendrogramme dérive du précédent mais : — les groupes fossiles ont été supprimés, — les groupes actuels chez lesquels on connaît des Syphaciinae ont été représentés chacun par une icône et à la place du groupe ancien avec lequel on peut supposer que chacun d'entre eux est le plus étroitement apparenté.

Sur ce dendrogramme les Anomaluroidea et

les Muroidea ont été inclus dans le groupe nord-téthysien, anticipant ainsi sur les résultats de la parasitologie (voir le dendrogramme n° 3) : en effet les parasites rencontrés chez ces hôtes sont, dans notre interprétation cladistique, plus proches des parasites des Ctenodactylidae que de ceux rencontrés chez les descendants des Ischyromyoida.

Le dendrogramme n° 3 de la figure 46 est obtenu en remplaçant sur le cladogramme de la figure 43, les noms des principaux groupes parasites par ceux des groupes hôtes correspon-

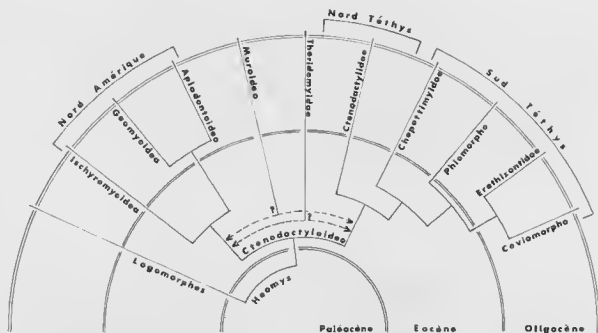


FIG 44 Dendrogramme n° 1 : résumé des principales hypothèses concernant la radiation initiale des Rongeurs et des Lagomorphes (groupes fossiles).

dants, représentés chacun par une icône. Ce dendrogramme a été construit de manière à mettre en évidence les correspondances et les discordances que l'on peut observer avec le

dendrogramme de la figure précédente. Les groupes hôtes qui se trouvent dans une position différente de celle figurée sur le dendrogramme précédent sont signalés par une étoile.

DISCUSSION

Concordances entre les dendrogrammes n° 2 et n° 3

Sur chacun d'entre eux on peut distinguer, — un ensemble sud-téthysien regroupant les groupes apparentés aux Chapattimyidae, — un ensemble nord-téthysien ou laurasien, dans lequel les résultats de la parasitologie conduisent à inclure les Muroidea et les Anomaluroidea, — un ensemble nord-américain regroupant les groupes apparentés aux Ischyromyidae.

Discordances entre les dendrogrammes n° 2 et n° 3

De l'un à l'autre les principales dichotomies se présentent dans l'ordre inverse ; pour la parasitologie tout se passe en effet comme si les parasites d'Hystricognathes (ensemble sud-téthysien) s'étaient isolés les premiers des autres Syphaciinae au sein desquels se seraient ultérieurement distingués : un ensemble nord-téthysien ou laurasiatique, puis un ensemble nord-américain lui-même très proche des parasites de Lagomorphes.

Sur le dendrogramme n° 3 : — (i) à l'intérieur de l'ensemble sud-téthysien, les Erethizontidae

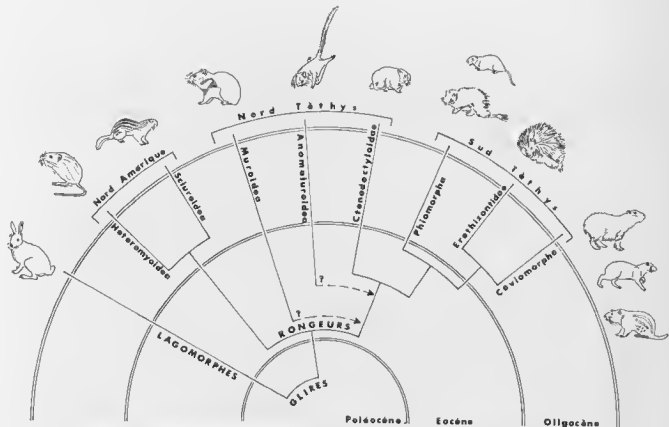


FIG. 45. — Dendrogramme n° 2 : résumé des principales hypothèses concernant la radiation initiale des Rongeurs et des Lagomorphes (groupes actuels parasités par des Syphacinae).

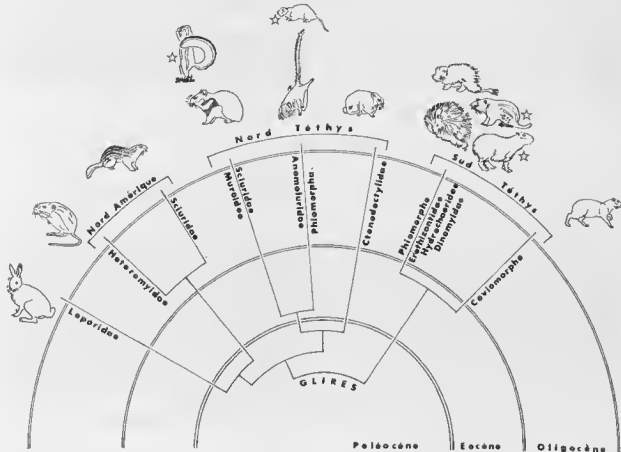


FIG. 46. Dendrogramme n° 3 : interprétation du cladogramme de la figure 43.

(Caviomorpha) sont étroitement associés avec les Hystricidae (Phiomorpha) et, avec les Dinomyidae et les Hydrochaeridae (Caviomorpha), par conséquent, ni la dichotomie «Erethizontidae / autres Caviomorpha», ni la dichotomie « Phiomorpha / Caviomorpha » n'apparaissent clairement ; — (ii) à l'intérieur de l'ensemble nord-téthysien, des Sciuridae sont associés avec les Muroidea, des Thyronomyidae (Phiomorpha) sont associés avec des Anomaluridae.

Les discordances dans le détail de la réparti-

tion des groupes ont été expliquées cas par cas dans le 3^e chapitre : on peut les interpréter comme les résultats de captures survenues aux différentes époques entre des animaux voisins à la fois géographiquement et écologiquement et qui ont donc pu échanger leurs parasites. Quant aux discordances importantes qui existent dans l'ordre d'apparition des principales dichotomies, elles nous paraissent devoir être attribuées aux limites de l'étude morphologique et aux insuffisances des interprétations qui en découlent.

CHRONOLOGIE

En relation avec l'ensemble des données concernant la paléogéographie des hôtes des Syphaciinae on peut essayer de reconstituer les principales étapes de leur évolution au cours des temps géologiques de la manière exposée ci-dessous et représentée sur la figure 47.

Les relations qui sont figurées entre les taxons génériques et sub-génériques, et leur distribution à l'intérieur des tribus sont le résultat de l'analyse qui est exposée en détail dans le 3^e chapitre. Le regroupement des tribus au sein de trois ensembles (nord-américain, nord-téthysien et sud-téthysien) est permis par les résultats de l'analyse

cladistique exposée au début de ce chapitre. Au delà, c'est-à-dire dans les cas où les résultats de l'étude morphologique ne nous fournissent plus d'hypothèses suffisantes pour justifier une solution plutôt qu'une autre, nous avons admis que des relations étroites entre les Syphaciinae et leurs hôtes spécifiques avaient pu exister dès le début de leur histoire commune : cette hypothèse est appuyée à la fois par l'étude détaillée de chacun des groupes et par la prise en compte des facteurs biologiques qui unissent ces parasites à leurs hôtes spécifiques.

PALÉOCÈNE

Les Syphaciinae s'installent chez les Glires en Asie ; deux rameaux principaux vont s'en isoler : — l'un chez les Lagomorphes est encore repré-

senté actuellement par les Passalurini, — l'autre chez les Rongeurs connaît avec ces hôtes une diversification beaucoup plus importante.

ÉOCÈNE

Éocène inférieur

Les Syphaciinae parasites de Rongeurs se dispersent ; trois grands ensembles peuvent y être distingués : — (i) un ensemble sud-téthysien dont les représentants actuels sont les Protozoophagini parasites d'Hystricognathes, — (ii) un ensemble nord-téthysien ou laurasien dont quelques formes relictives appartenant aux Hilgertiini (g. *Hilgertia*) persistent chez les Ctenodactylidae africains, et à partir duquel se différencieront les

Syphaciini qui connaîtront une radiation importante avec les Muroidea et les Sciuroidea holarctiques et les Acanthoxyurini dont les formes actuelles parasitent tous les Anomaluroidea (et un Thyronomyidae) africains, — (iii) un ensemble nord-américain appartenant aux Hilgertiini et dont les formes actuelles, rencontrées chez des Geomyoidea (Heteromyidae) et des Sciuroidea (Marmotini) néarctiques, peuvent être considérées comme relictives.

Éocène supérieur

Les Protozoophagini se sont diversifiés avec les Phiomorpha et ont atteint l'Afrique; les Syphaciini ont commencé leur différenciation

chez les Muroidea en Asie; les Acanthoxyurini sont entrés en Afrique avec les Anomaluroidea; une capture par un Phiomorpha ancien aboutira à la petite lignée encore représentée par le genre *Petronema*.

OLIGOCÈNE

C'est durant cette période que font leur apparition les principaux taxons génériques que l'on peut distinguer à l'intérieur, — des Protozoophagini, — des Syphaciini, — des Acanthoxyurini.

Les Protozoophagini

Avec les Caviomorpha ils sont présents en Amérique du Sud. Les deux groupes encore représentés dans la faune actuelle: les genres *Wellcomia/Protozoophaga* d'une part, le genre *Helminthoxys* d'autre part, correspondent à la dichotomie Erethizontidae / autres Caviomorpha probablement réalisée avant l'arrivée puisque les Hystricidae (porcs-épics de l'Ancien Monde) ont conservé des parasites très proches de ceux présents chez les Erethizontidae actuels (porcs-épics du Nouveau Monde). La présence chez *Dinomys* d'un parasite du genre *Wellcomia* dont l'espèce la plus proche parasite *Coendou* peut être interprétée: — soit comme une preuve de parenté entre les deux familles hôtes (Erethizontidae et Dinomyidae), — soit plus simplement comme le résultat d'une capture.

La répartition actuelle des parasites de Caviomorpha apporte par conséquent des arguments à la fois à l'hypothèse d'une immigration de ces derniers en plusieurs vagues et à celle de la monophylie des Hystricognathes.

La restauration des relations entre l'Afrique et l'Eurasie va permettre aux Syphaciini de connaître deux radiations importantes.

Le genre *Syphacia*

Avec les Muridae, donc probablement à partir de l'Asie tropicale, deux lignées (s. g. *Syphacia* et

Les Syphaciini

Deux ensembles vont évoluer parallèlement:

- 1^o, l'un avec les Cricetidae ne persiste plus dans la faune actuelle que par les quatre espèces du s. g. *Cricetoxymys* (g. *Syphacia*) que l'on peut considérer comme des relictues: deux de ces espèces parasitent des Nesomyidae malgaches, une autre un Muridae éthiopien dans un biotope refuge d'altitude, la quatrième est spécifique du genre *Mesocricetus*.
- 2^o, l'autre avec les Sciuridae qui apparaissent en Asie à cette époque se subdivise à son tour en deux groupes: — (i) le premier évolue chez des Sciuridae à tendance arboricole et persiste actuellement chez les Petauristinae de la canopée (g. *Sypharista*), — (ii) l'autre qui évolue chez des Sciuridae plus terrestres est actuellement représenté par un grand nombre d'espèces parmi lesquelles les plus primitives sont spécifiques de Xerini africains (g. *Syphatineria*).

Les Acanthoxyurini

Les trois lignées actuellement parasites d'Anomaluridae, correspondant aux genres: *Acanthoxyurus*, *Iduoxymys* et *Zenkoxyuris* sont probablement déjà différenciées à la fin de cette période puisque leurs hôtes respectifs apparaissent sous des formes très voisines de leurs formes modernes, dès le début de la période suivante.

MIOCÈNE

s. g. *Seuratoxyuris*) vont évoluer parallèlement et envahir les régions paléarctique et éthiopienne. Le sous-genre *Syphacia* atteindra l'Australie.

Les genres *Syphatineria* et *Syphabulea*

Probablement à partir des formes qui se sont différenciées chez les Xerini durant la période

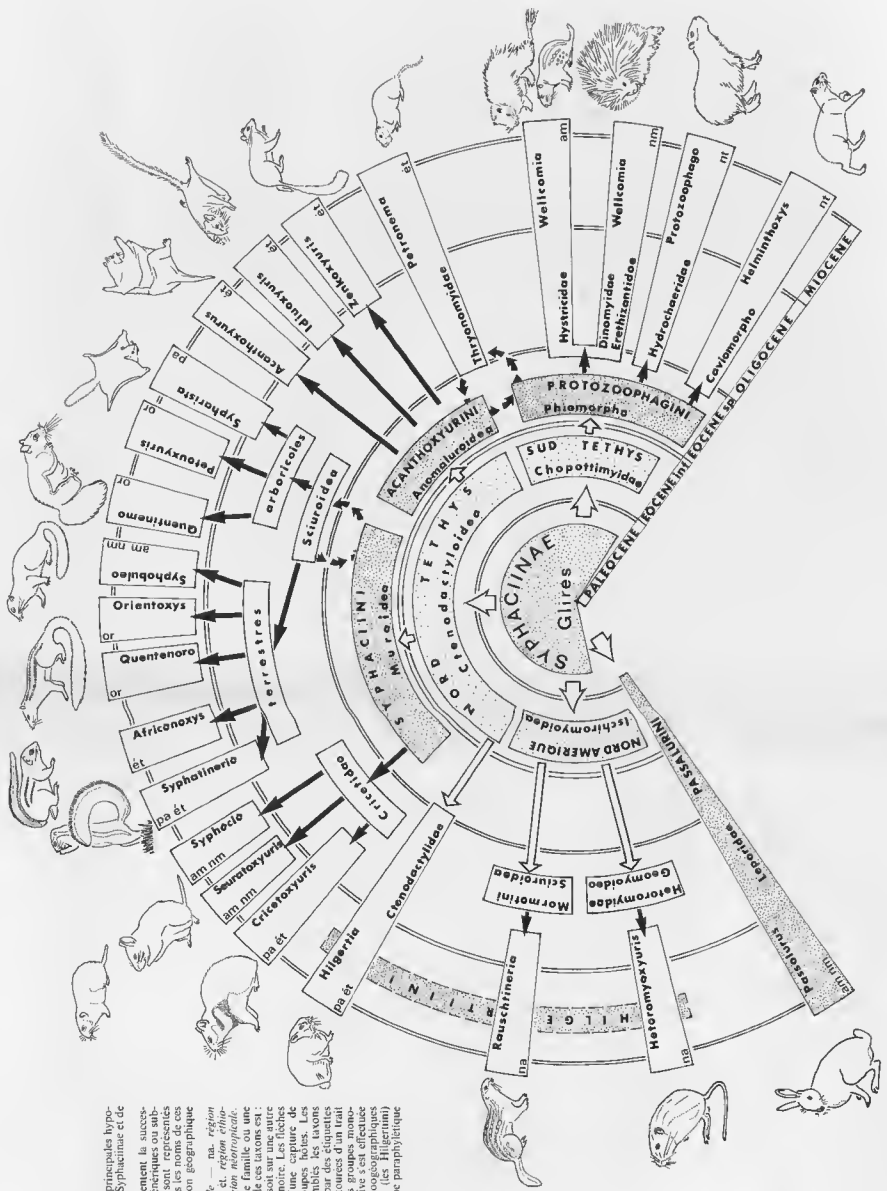


FIG. 47. — Représentation résumée des principales hypothèses concernant l'évolution comparée des Siphacinae et de leurs hôtes. Chronologie. — Les tiges indiquent la succession des périodes géologiques. Les taxons génériques et sous-génériques appartenant aux Siphacinae sont représentés chacun par une étiquette trapézoïdale. Sous les noms de ces étiquettes : indique en abrégé leur localisation géographique actuelle ; nm, ancien monde ; am, nouveau monde ; na, région néo-arctique ; pa, région paléarctique ; tr, région tropicale. Le nom du groupe hôte (en général une famille ou une superfamille), qui est spécifique de chacun de ces taxons est : une étiquette rectangulaire ; une étiquette trapézoïdale, indiquant que ce parasite doit être admis entre deux groupes hôtes. Les tiges noires disposées en cercle indiquent qu'une capture de parasites a été effectuée sur une espèce hôte. Les tiges génériques et sous-génériques, sont figurées par des situations en pontilles serrées. Quatre d'entre-elles (entourées d'un trait plein), peuvent être considérées comme des groupes monophylochères, c'est-à-dire des groupes qui ont évolué indépendamment avec des groupes hôtes et dans des régions zoogéographiques qui leur sont particuliers. La cinquième (les Hilgerini) constitue un petit clade qui est un groupe parapatrylique qui rassemble des taxons hôtes.

précédente le genre *Syphatineria* va réussir une radiation avec les Sciuridae forestiers éthiopiens (s. g. *Africanoxys*) et orientaux (s. g. *Quentinema* et s. g. *Orientaloxys*). Les formes orientales (g.

Syphabulea) en compétition victorieuse avec le genre *Sypharista*, vont réussir à conquérir une niche écologique mal défendue : celle représentée par les Petauristinae de la sous-canopée.

PLIOCÈNE À ACTUEL

Deux événements marquent cette période :

1°, d'une part le passage du détroit de Béring par les Syphaciini réussi parallèlement par le genre *Syphacia* avec les Arvicolidae et par le genre *Syphabulea* (peut-être avec les Tamiasciurini); le genre *Syphacia* va réussir avec les Hesperomyinae (Cricetidae américains) une radiation explosive qui se poursuivra jusqu'en Amérique du Sud.

— 2°, d'autre part l'apparition contemporaine des glaciations quaternaires de formes vicariantes chez les Syphaciini parasites de Sciuridae dans les îles de la Sonde (g. *Sypharista* et g. *Syphabulea*) et les Acanthoxyurini parasites d'Anomaluridae dans la forêt éthiopienne (g. *Acanthoxyurus*).

CONCLUSION

SYSTÉMATIQUE

MODIFICATIONS APPORTÉES À LA CLASSIFICATION ANCIENNE

Les quatre genres qui constituaient à eux seuls la sous-famille sont regroupés dans la tribu des Syphaciini Railliet, 1916. Onze autres genres sont admis et distribués dans quatre autres tribus : les Hilgertiini n. tr. — les Passalurini n. tr. — les Acanthoxyurini Schultz, 1948 — les Protozoophagini n. tr.

Le genre *Octodonthoxys* Quentin, Courtin & Fontecilla, 1975 est mis en synonymie avec le genre *Hennithoxys* Freitas, Lent & Almeida, 1937.

Le sous-genre *Petronema* Hugot, 1983 est retiré du genre *Acanthoxyurus* Sandground, 1928.

Le genre *Idiuoxyrus* n. gen. est créé : espèce type *Idiuoxyrus quentini* Hugot, 1982 b [= *Zenokoxyrus quentini* Hugot, 1982 b].

Deux nouveaux sous-genres sont créés dans le genre *Syphacia* Seurat, 1916 : le sous-genre *Seuratoxyrus* n. s. g., espèce type *Syphacia pahaigi* Ow-Yang, 1971 le sous-genre *Cricetoxyrus* n. s. g., espèce type *Syphacia okuensis* Hugot & Quentin, 1985.

NOUVELLE CLASSIFICATION

Pour chaque genre la liste complète des espèces, le nom du (ou des) hôte(s) spécifique(s), ainsi que le lieu de collecte sont donnés dans le

tableau I et répétés avec plus de détails dans chacun des sous-chapitres *distribution* du 3^e chapitre.

SOUS-FAMILLE DES SYPHACIINAE RAILLIET, 1916

Tribu des Syphaciini Railliet, 1916 — genre type : *Syphacia* Seurat, 1916

genre *Syphacia* Seurat, 1916

*sous-genre *Syphacia* Seurat 1916

espèce type : *S. obvelata* (Rudolphi, 1802)

*sous-genre *Seuratoxyrus* n. sg.

espèce type : *S. pahaigi* Ow-Yang, 1971

*sous-genre *Cricetoxyrus* n. sg.

espèce type : *S. okuensis* Hugot & Quentin, 1985

genre *Syphatineria* Chabaud & Biocca, 1955

*sous-genre *Syphatineria* Chabaud & Biocca, 1955

espèce type : *S. pallaryi* (Seurat, 1915)

*sous-genre *Africanoxys* Hugot, 1981

espèce type : *S. adami* (Quentin, 1971)

*sous-genre *Quentenora* Hugot, 1981

espèce type : *S. funambuli* (Johnson, 1967)

*sous-genre *Orientoxys* Hugot, 1981

espèce type : *S. owyangi* (Quentin & Krishnasamy, 1975)

- genre *Sypharista* Quentin, 1970
 *sous-genre *Sypharista* Quentin, 1970
 espèce type : *S. kamegai* Quentin, 1970
 *sous-genre *Petauxyuris* Hugot, 1985
 espèce type : *S. tridentata* Quentin & Krishnasamy, 1975
 *sous-genre *Quentinema* Hugot, 1985
 espèce type : *S. collosciuri* (Quentin, 1977)
 genre *Syphabulea* Gubanov, 1964
 espèce type : *S. sobolevi* Gubanov, 1964
- Tribu des Hilgertiini n. tr. — genre type :
Hilgertia Quentin, 1973
 genre *Hilgertia* Quentin, 1973
 espèce type : *H. hilgerti* (Seurat, 1915)
 genre *Heteromyoxyuris* Quentin, 1973
 espèce type : *H. deserti* (Read & Milleman, 1953)
 genre *Rauschtineria* Hugot, 1980
 espèce type : *R. citelli* (Tiner & Rausch, 1950)
- Tribu des Passalurini n. tr. — genre type :
Passalurus Dujardin, 1845
- genre *Passalurus* Dujardin, 1845
 espèce type : *P. ambiguus* (Rudolphi, 1819)
- Tribu des Acanthoxyurini Schulz, 1948 — genre type
Acanthoxyurus Sandground, 1928
 genre *Acanthoxyurus* Sandground, 1928
 espèce type : *A. anomaluri* Sandground, 1928
 genre *Idiomyoxyuris* n. gen.
 espèce type : *I. quentini* (Hugot, 1982)
 genre *Zenkoxyuris* Quentin, 1974
 espèce type : *Z. mabokensis* Quentin, 1974
 genre *Petronema* Hugot, 1983
 espèce type : *P. shortridgei* (Mönnig, 1931)
- Tribu des Protozoophagini n. tr. — genre type :
Protozoophaga Travassos, 1923
 genre *Protozoophaga* Travassos, 1923
 espèce type : *P. obesa* (Diesing, 1851)
 genre *Wellcomia* Sambon, 1907
 espèce type : *W. mitchelli* Sambon, 1907
 genre *Helminthoxys* Freitas, Lent & Almeida, 1937
 espèce type : *H. caudatus* Freitas, Lent & Almeida, 1937

PARTICULARITÉS ÉVOLUTIVES DES OXYURIDA SYPHACIINAE

Des études précédant la nôtre et concernant l'évolution d'autres groupes de Nématodes Phasmiens parasites de Vertébrés en relation avec celle de leurs hôtes, avaient permis de montrer que l'on peut retrouver un certain nombre de constantes (CHABAUD, 1970; QUENTIN, 1971 a; DURETTE-DESSET, 1971); ainsi :

- 1°, l'expansion et la diversification d'un groupe parasitaire s'effectue au moment où il dispose de niches libres, c'est-à-dire au moment où un groupe d'hôtes explose ou conquiert de nouveaux territoires.
- 2°, lorsqu'un parasite est adapté à un hôte, il n'évolue plus que par des spéciations au fur et à mesure qu'il y a isolement des populations.
- 3°, les phénomènes de capture revêtent une

importance fondamentale et postérieurement à l'époque de la radiation initiale le parasite peut conquérir de nouveaux groupes d'hôtes.

- 4°, très fréquemment, une même famille de Nématodes est présente chez les Vertébrés les plus variés sans qu'il soit possible de découvrir dans sa répartition un lien quelconque avec les relations phylogénétiques de ses hôtes.

Nos propres résultats sont en accord avec les points 1 et 2 : l'apparition des principaux ensembles taxonomiques que l'on peut distinguer chez les Syphacinae semble avoir été entièrement contemporaine de l'apparition et de la dispersion des principaux groupes de Rongeurs et peut-être de l'ensemble des Glires ; ultérieurement, et à l'intérieur de chacun de ces grands groupes, les mêmes

types morphologiques ont été conservés avec des modifications progressives qui semblent accompagner et souligner la différenciation des hôtes.

Les concordances avec le point 3 sont partielles et limitées : en effet si le passage tardif des Syphaciini de la zone paléarctique vers la zone néarctique avec les Muroidea et les Sciuroidea fait probablement intervenir des phénomènes de cap-

ture, dans chacun des cas ces captures se sont produites à l'intérieur de la même famille d'hôtes et le ressaut évolutif qui en a résulté est faible.

Enfin la répartition actuelle et les hypothèses que nous avons exposées concernant l'évolution de la sous-famille sont en opposition complète avec le point 4. Cette originalité des Syphaciinae est la conséquence des particularités de leur cycle.

LES SYPHACIINAE « MARQUEURS » DE L'ÉVOLUTION

Les corrélations particulièrement étroites que nous avons pu mettre en évidence entre l'évolution des Syphaciinae et celle des Mammifères qui les hébergent nous autorisent à essayer d'utiliser ces parasites comme des témoins ou des « marqueurs » de l'histoire de leurs hôtes. Nous récapitulons par

conséquent ici les principaux éléments exposés ou discutés dans les chapitres précédents et qui nous paraissent justifier cette tentative. Certains viennent à l'appui de telle ou telle hypothèse concernant l'évolution des hôtes, d'autres au contraire paraissent en contradiction avec celles-ci.

LE CAS DES GLIRES

La présence chez les Rongeurs et les Lagomorphes de parasites : — apparentés par leur morphologie, — pour lesquels le comportement de cécotrophie présente un avantage adaptatif important, apporte-t-elle des arguments supplémentaires à l'hypothèse de la proximité phylétique de ces deux groupes d'hôtes ?

On peut imaginer deux scénarios en réponse à cette question :

- (1) les Rongeurs et les Lagomorphes ayant inventé séparément la cécotrophie ont pu échanger les parasites pour lesquels ce comportement représente un avantage.
- (2) les Rongeurs et les Lagomorphes ont hérité d'un ancêtre commun à la fois cécotrophie et oxyures.

Discussion du scénario n° 1

Ce scénario n'est pas invraisemblable puisqu'on admet que Rongeurs et Lagomorphes ont vécu le début de leur histoire à la même époque et dans la même région géographique. Toutefois il a contre lui la brièveté du passage des stades infestants dans le milieu extérieur qui rend exceptionnelles les occasions de capture.

Discussion du scénario n° 2

On peut poser les questions suivantes :

- 1^o, la cécotrophie peut-elle être considérée comme un comportement commun aux Rongeurs et aux Lagomorphes parce qu'hérité d'un ancêtre commun : oui, peut-être ; ces deux groupes sont ceux chez lesquels ce comportement a été observé avec la plus grande fréquence, mais la cécotrophie existe de manière isolée chez d'autres Mammifères : chez un Lémurien, *Lepilemur leucopus* Major et chez un Marsupial Phalangeridae, *Pseudocheirus peregrinus* Boddaert (voir KENAGY & HOYT 1980). Le comportement de cécotrophie a donc certainement été inventé plusieurs fois (de la même manière que la rumination inventée indépendamment par les Tylopodés, les Ruminants et les Macropodidae).
- 2^o, la cécotrophie peut-elle être considérée comme un facteur (i) nécessaire, (ii) suffisant à l'installation de l'oxyure.
 - (i) nécessaire probablement non : la fréquence et l'importance physiologique de la cécotrophie varient selon les espèces, surtout chez les Rongeurs, en fonction du taux de

l'apport de cellulose dans la ration : «*Coproplagy is extensive in some Rodent species and uncommon in others. Its occurrence is more strongly related to diet than to taxonomic association...*» (KENAGY & HOYT, 1980); les Oxyurida ont donc pu réussir chez certains hôtes indépendamment de la cécotrophie.

— (ii) suffisant : on serait tenté de répondre non puisque la cécotrophie a été observée chez certains Rongeurs comme les Geomyidae ou les Bathyergidae chez lesquels aucun oxyure spécifique n'a jamais été décrit; mais chez des animaux considérés comme bien connus certains parasites n'ont été découverts que récemment.

Conclusion

Rien de ce qui précède ne permet de considérer l'un des deux scénarios comme plus probable et c'est finalement un autre argument fourni par la parasitologie qui fait à notre avis pencher la balance en faveur du scénario n° 2. En effet les Syphaciinae ne sont pas les seuls Oxyurida à avoir

réussi simultanément chez les Rongeurs et les Lagomorphes : un autre groupe, les Heteroxyenmatidae Skrjabin & Schikhobalova, 1948 récemment ré-étudié par QUENTIN (1975), leur est également spécifique. Les différences morphologiques entre les Syphaciinae et les Heteroxyenmatidae sont telles qu'elles excluent toute relation de proche parenté entre ces deux groupes, mais leurs spectres d'hôtes respectifs sont partiellement complémentaires : c'est-à-dire qu'un groupe hôte parasité par l'une de ces deux familles ne l'est généralement pas par l'autre. Ceci suggère que ces deux taxons ont pu être en concurrence dans la conquête d'une niche écologique nouvelle : peut-être celle représentée par les ancêtres communs aux Glires.

Il appartiendra sans doute aux paléontologues de donner une réponse à cette question, mais la présence chez les Rongeurs et les Lagomorphes de deux groupes bien distincts de parasites aussi étroitement spécifiques et aussi dépendants d'un comportement particulier de leurs hôtes que peuvent l'être les Oxyurida, nous paraît constituer un argument assez fort en faveur de la monophylie des Glires.

LE CAS DES HYSTRICOGNATHES

Nous avons exposé au 3^e chapitre les arguments morphologiques qui nous permettent de considérer le genre *Wellcomia* comme un groupe monophylétique. Ces arguments sont à notre avis très forts : il paraît extrêmement improbable que des caractères aussi originaux que la spermathèque, l'area rugosa et les structures buccales rencontrées dans ce genre (fig. 1) aient pu être acquis par convergence et justement chez des hôtes eux-mêmes proches par leur morphologie. La répartition particulière du genre *Wellcomia* représente donc un très fort argument en faveur de la monophylie des Hystricognathes.

L'étude de cette répartition amène toutefois plusieurs remarques :

— (1) l'espèce décrite chez un *Acanthion* malais étant douteuse, aucun parasite de ce genre, et aucun autre oxyure, ne sont actuellement connus dans la région orientale chez un Hystricidae. Il est probable que si un tel parasite était découvert l'étude de sa morphologie apporterait des éléments d'appréciation nouveaux.

— (2) cette répartition suppose entre les Hystrici-

cidae et les Erethizontidae des relations de parentés particulièrement étroites qui ne sont appuyées par aucun argument paléontologique.

— (3) les genres *Wellcomia*, *Protozoophaga* et *Helminthoxys* se partagent les Syphaciinae actuellement connus chez les Caviomorpha sans qu'aucune cohérence n'apparaisse entre leurs spectres d'hôtes respectifs et la position systématique de leurs hôtes. En effet *Wellcomia* parasite des Hystricidae, des Erethizontidae, un Dinomyidae mais également un Caviidae puisqu'après avoir achevé le présent travail nous avons découvert une nouvelle espèce chez *Dolichotis patagonum* (Zimmerman) : *Wellcomia dolichotis* Sutton & Hugot, 1987. *Protozoophaga*, morphologiquement très proche de *Wellcomia*, parasite un Hydrochaeridae. *Helminthoxys* se partage entre les Caviidae, les Dasyproctidae, les Capromyidae, les Chinchillidae et les Octodontidae. On ne retrouve donc pas dans cette répartition les deux groupes admis par les paléontologues chez les Caviomorpha : Erethizontidae / autres Caviomorpha.

LES SCIUROIDEA ET LES MUROIDEA

Les Syphaciini qui parasitent ces deux groupes d'hôtes sont si proches morphologiquement qu'il est souvent difficile de distinguer entre elles les espèces les plus primitives. Pour expliquer cette répartition et pour tenir compte d'arguments morphologiques nous avons supposé qu'une capture avait pu intervenir entre un Muroidea

primitif et un Sciuroidea récemment immigré en Asie. Il existe évidemment une autre interprétation qui est d'admettre avec certains paléontologues (LINDSAY, 1977 ; FLYNN *et al.*, 1985) que les Muroidea et les Sciuroidea dérivent du même groupe souche : les Ischyromyoidea nord-américains.

CONCLUSION GÉNÉRALE

Les choix méthodologiques que nous avons fait aux différentes étapes de notre travail ont été guidés par les nécessités opérationnelles imposées par la pratique, plus que par des *a priori* théoriques.

L'un de nos objectifs en entreprenant ce travail était de proposer une méthode taxonomique susceptible d'être appliquée à d'autres groupes d'Helminthes et nous espérons avoir montré que les deux méthodes successivement utilisées ici représentent deux étapes indispensables et complémentaires de la même démarche.

Lorsqu'on entreprend la révision systématique d'un groupe pour lequel ne sont connues que des données néontologiques et quelle que soit la méthode d'analyse utilisée, les résultats se présentent le plus fréquemment sous la forme d'une multiplicité de combinaisons également probables du point de vue logique, mais souvent incompatibles entre elles. Seule la connaissance des mécanismes biologiques permet alors de trancher, ou en tout cas de restreindre dans une certaine mesure l'éventail des choix.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ABDUSALAM, M., 1938. — On a new nematode parasite of the Himalayan flying squirrel (*Pteromys inornatus* Geoffroy). *Proc. Indian Acad. Sci.*, 7 (6) : 323-326.
- ADAMSON, M. L., 1984. — L'haplodiploïdie des Oxyurida. *Th. E.P.H.E.*, Paris.
- AKTHAR, S. A., 1955. — *Syphacia lahorea* sp. n., a new nematode parasite in Pennant's squirrel. *Pak. J. Sci. Res.*, 7 (1) : 1-3.
- ANDERSON, R. C., 1967. — The comparative morphology of the cephalic structures in the super-family Filarioidea (Nematoda). *Can. J. Zool.*, 46 : 181-199.
- BARUS, V., 1972. — Remarks on the Cuban species of the genus *Helminthoxyis* (Nematoda, Syphaciidae). *Folia Parasitol. (Prague)*, 19 : 105-111.
- BAYLIS, H. A., 1922. — Notes on some parasitic nematodes. I. — On the genus *Hellicolmia* Sambon, and a new species of that genus. II. — A new species of *Ascaris* from Armadillo. III. — Note on two species of *Parrococcaum* from birds. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, Sér. 9, 9 : 494-504.
- BAYLIS, H. A., 1928. — On a collection of Nematodes from Nigerian Mammals (chiefly Rodents). *Parasitology*, 20 (3) : 280-304.
- BAYLIS, H. A., 1936. — Some parasitic worms from the British Cameroons. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, Sér. 10, 17 : 257-272.
- BENZEKRI, J. P., 1980. — *L'Analyse des Données : tome 1 : la Taxinomie ; tome 2 : l'Analyse des correspondances*. Dunod, Paris : 1-1257.
- BERNARD, J., 1961. — Liste des Nématodes parasites de Micromammifères de la faune belge. *Ann. Parasitol. Hum. Comp.*, 36 (5-6) : 775-784.
- BERNARD, J., 1966 a. — Les *Syphacia* spp. parasites des Rongeurs de la faune belge, avec description d'une nouvelle espèce : *Syphacia vandenbraeui*, parasite de *Microtus minutus* Pall. *Bull. Rech. Agron. Gembloux*, 1 (3) : 345-358.
- BERNARD, J., 1966 b. — Nématodes de Micromammifères récoltés en Europe Centrale. *Arch. Inst. Pasteur Tunis*, 40 : 5-64.
- BERNARD, J., 1969. — Quelques Nématodes parasites nouveaux ou encore non signalés en Tunisie. *Arch. Inst. Pasteur Tunis*, 46 (3) : 397-411.
- BLACK, C. C., 1972. — Holarctic Evolution and Dispersal of Squirrels (Rodentia) : Sciuridae. *Evol. Biol.*, 6 : 305-322.
- BONIS, L. DE, BOUVRAIN, G., BUFFETAUT, E., DENYS, C., GERAADS, D., JAEGER, J. J., MARTIN, M., MAZIN, J. M. & RAGE, J. C., 1985. — Contribution des Vertébrés à l'histoire de la Téthys et des continents périéthysiens. *Bull. Soc. Géol. Fr.* (8), 1 (5) : 781-786.
- BRANDT, J. F., 1855. — Beiträge zur nähem Kenntniss der Säugethiere Russlands. *Mém. Acad. Imp. Sci. Petersbourg*, Sér. 6-9 : 1-375.
- BUGGE, J., 1985. — Systematic Value of the Carotid Arterial Pattern in Rodents. In : W. P. Luckett & J. L. Hartenberger, *Evolutionary Relationships among Rodents. A Multidisciplinary Analysis*. NATO ASI Series : Series A, 92. Plenum Press, New York : 1-721.
- CAMERON, T. W. M. & REESAL, M. R., 1951. — Studies of endoparasitic fauna of Trinidad Mammals. VII. Parasites of Hystricomorph Rodents. *Can. J. Zool.*, 29 : 276-289.
- CHABAUD, A. G., 1955. — Remarques sur la symétrie céphalique des Nématodes et hypothèses concernant l'évolution de cette symétrie chez les Phasmiidies parasites. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 80 : 314-323.
- CHABAUD, A. G., 1957. — Spécificité parasitaire chez les Nématodes parasites de Vertébrés. In : *Premier Symposium sur la spécificité parasitaire des Invasions Parasitaires*, Imp. Paul Attinger S.A. Neuchâtel : 230-243.
- CHABAUD, A. G., 1958. — Essai de classification des Nématodes Habronematinae. *Ann. Parasitol. Hum. Comp.*, 33 (4) : 447-503.
- CHABAUD, A. G., 1959. — Essai de classification des Nématodes Acauariides. *Ann. Parasitol. Hum. Comp.*, 34 (3) : 331-349.
- CHABAUD, A. G., 1970. — Adaptations hôte-parasite chez les Nématodes de Vertébrés. Evolution du phénomène. *J. Parasitol.*, 56 (4) : 50-51.
- CHABAUD, A. G., 1974. — Keys to Subclasses, Orders and Superfamilies. In : R. C. Anderson & A. G. Chabaud, *CHH keys to the Nematode parasites of Vertebrates*, 1. C.A.B. publications, England : i-iv + 1-18.
- CHABAUD, A. G. & BIOCICA, E., 1955. — Vicariances spécifiques (et non génériques), chez des Oxyures parasites de *Xerus africanus*. Description de *Syphacia transafricanus* n. sp., division du genre *Syphacia* Seurat, 1915. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 80 (2-3) : 124-131.
- CHABAUD, A. G. & PETTER, A. J., 1961. — Remarques sur l'évolution des papilles cloacales chez les Nématodes phasmiidies parasites de Vertébrés. *Parassitologia (Rome)*, 3 (1-2) : 51-70.
- CHABAUD, A. G., RAUSCH, R. L. & DESSET, M. C., 1963. — Nématodes parasites de Rongeurs et Insectivores japonais. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 88 (5-6) : 489-512.
- CHALINE, J. & MEIN, P., 1979. — *Les Rongeurs et l'évolution*. Donn éd., Paris : 1-235.
- CHITWOOD, B. G. & CHITWOOD, M. B., 1950. — *An introduction to Nematology*. Monumental Printing Cpy, Baltimore, Md. : 1-213.
- CHITWOOD, B. G. & WEHR, E. E., 1934. — The value of the cephalic structures as characters in Nematode classification, with special reference to the Spiruroidea. *Z. Parasitenkd.*, 7 : 274-335.

- CORBOLD, T. S., 1864. — *Entozoa, an introduction to the study of helminthology, more particularly to the internal parasites of man* : 1-508.
- DANHEIM, B. L. & ACKERT, J. E., 1929. — On the anatomy of the nematode *Passalurus ambigus* (Rudolph). *Trans. Am. Microsc. Soc.*, **48** : 80-85.
- DAWSON, M. R. & KRISHNALKA, L., 1984. — Fossil history of the families of recent Mammals. In : Anderson & Jones, *Orders and Families of recent Mammals of the World*, John Wiley & Son, N. Y. : 11-57.
- DE CONINCK, L., 1950. — Les relations de symétrie régissant la distribution des organes sensibles antérieurs chez les Nématodes. *Aur. Sor. R. Zool. Belg.*, **81** : 25-32.
- DIEMING, K. M., 1851. — *Systena Helminthum*, H. Berlin : 1-588.
- DICK, T. A., QUENTIN, J. C. & FREEMAN, R. S., 1973. — Redescription of *Syphacia inaeocerciti* (Nematoda : Oxyuroidea). Parasite of the Golden Hamster. *J. Parasitol.*, **59** (2) : 256-259.
- DUJARDIN, F., 1845. — *Histoire naturelle des Helminthes ou vers intestinaux*. Paris : 1-654.
- DURETTI-DESSET, M. C., 1971. — Essai de classification des Nématodes Héligmosomes. Corrélations avec la paléobio-géographie des hôtes. *Mém. Mus. natn. Hist. Nat.* (A), **69** : 1-126.
- DURETTI-DESSET, M. C., 1985. — Trichostrikyloid Nématodes and their Vertebrate Hosts : Reconstruction of the Phylogeny of a Parasite Group. *Adv. Parasitol.*, **24** : 239-306.
- EMRY, R. & THORINGTON, R. W., Jr. 1982. — Descriptive and comparative osteology of the oldest fossil squirrel, *Protosciurus* (Rodentia, Sciuridae). *Smithson. Contrib. Paleobiol.*, **7** : 1-35.
- ENGESSER, B., 1979. — Relationship of some insectivores and rodents from the Miocene of North America and Europe. *Bull. Carnegie Mus. Nat. Hist.*, **14** : 1-68.
- ERICKSON, A. B., 1938. — Parasites of some Minnesota Cicadidae and Zoropidae and host catalogue of Helminth parasites of native American mice. *Am. Midl. Nat.*, **20** (3) : 575-589.
- FENELON, J. P., 1981. — *Qu'est-ce que l'Analyse des Données ?* Lefonon, Paris : 1-311.
- FLYNN, L. J., JACOBS, L. L. & LINDSAY, E. H., 1985. — Problems of Muroid Phylogeny : Relationship to other Rodents and Origin of Major Groups. In : W. P. Luckett & J. L. Hartenberger, *Evolutionary Relationships among Rodents. A Multidisciplinary Analysis*, NATO ASI Series : Series A, **92**. Plenum Press, New York : 1-721.
- FREITAS TEVEIRA, J. F., LENT, L. & ALMEIDA, L. L., 1937. — Pequena contribuição ao estudo da fauna helmintológica de Argentina (Nematoda). *Mem. Inst. Oswaldo Cruz, Rio de J.*, **32** : 195-209.
- GEORGE, W., 1985. — Reproductive and Chromosomal Characters of Ctenodactylids as a Key to Their Evolutionary Relationships. In : W. P. Luckett & J. L. Hartenberger, *Evolutionary Relationships among Rodents. A Multidisciplinary Analysis*, NATO ASI Series : Series A, **92**. Plenum Press, New York : 1-721.
- GORGAS, M., 1967. — Vergleichend-anatomische Untersuchungen am Magen-Darm-Kanal der Sciuromorpha, Hyrricomorpha und Caviomorpha (Rodentia). *Z. Wiss. Zool.*, **175** : 237-404.
- GRAND, T. I. & EISENBERG, J. F., 1982. — On the Affinities of the Dinomyidae. *Sauget. Mitteilungen*, **30** : 151-157.
- GRASSÉ, P. P. & DEKEYSER, P. L., 1955. — Ordre des Rongeurs. In : P. P. Grassé, *Traité de Zoologie*, **17** (2). Masson & C^e, Paris : 1321-1525.
- GRÜNBERG, Z., 1968. — Helminths of mammals and birds of Israël. I. Helminths of *Acomys* spp (Rodentia, Murinae). *Isr. J. Zool.*, **17** : 25-38.
- GROMOV, I. M., BIBIKOV, D. I., KALABUKHOV, N. I. & MEYER, M. M., 1965. — Marmotinae. Faune d'U.R.S.S., Mammifères. *Acad. Sci. U.R.S.S. Inst. Zool., Leningrad, Moscou*, 3-8 : 1-339 (en russe).
- GUBANOV, N. M., 1964. — *Helminthofaune de Mammifères d'importance éxanotique dans la République de Yakut (U.R.S.S.)*. Isdatelstvo « Nauka », Moscou : 1-164 (en russe).
- HALL, M. C., 1916. — Nematodes parasites of mammals of the orders Rodentia, Lagomorpha and Hyracoidea. *Proc. U. S. Nat. Mus.*, **50** : 1-258.
- HAMILTON, A. C., 1981. — The quaternary history of African forests : its relevance to conservation. *Afr. J. Ecol.*, **19** : 1-6.
- HANNUM, C. A., 1943. — Nematodes parasites of Arizona vertebrates. *Publ. Univ. Washington, Thevet. sér.*, **7** : 229-231.
- HARKINS, R., 1936. — The parasite of some North Carolina rodents. *Ecol. Monogr.*, **6** : 151-232.
- HARTENBERGER, J. L., 1973. — Les Rongeurs de l'Éocène d'Europe. Leur évolution dans leur cadre biogéographique. *Bull. Mus. natn. Hist. Nat.*, **Sér. Terre**, **24** : 49-70.
- HARTENBERGER, J. L., 1977. — À propos de l'origine des Rongeurs. *Géobios (Lyon)*, *Mém. special*, **1** : 183-193.
- HARTENBERGER, J. L., 1980. — Données et hypothèses sur la radiation initiale des Rongeurs. *Paléovertebrata, Montpellier, Mem. Jubil. R. Larocat* : 285-301.
- HARTENBERGER, J. L., 1982. — Exemples de données géophysiques et paléontologiques antinomiques dans le Tertiaire ancien. *Bull. Soc. Géol. Fr.*, **24** (5-6) : 927-933.
- HARTENBERGER, J. L., 1985. — The Order Rodentia : Major Questions on Their Evolutionary Origin, Relationships and Suprafamilial Systematics. In : W. P. Luckett & J. L. Hartenberger, *Evolutionary Relationships among Rodents. A Multidisciplinary Analysis*, NATO ASI Series : Series A, **92**. Plenum Press, New York : 1-721.
- HARTENBERGER, J. L., SUDRE, J. & VIANEY-LIAUD, M., 1975. — Les Mammifères de l'Éocène supérieur de Chine (gisement de River Section) leur place dans l'histoire des faunes eurasiatiques. *3^e R.A.S.T.*, Montpellier : 1-186.
- HARTENBERGER, J. L., MARTINEZ, C. & BEN SAÏD, A., 1985. — Découverte de Mammifères d'âge Éocène inférieur en Tunisie Centrale. *C. R. Acad. Sci., Paris* (11), **301** (9) : 649-652.
- HOFSTETTER, R., 1972. — Origine et dispersion des Rongeurs hystriocognathes. *C. R. Acad. Sci., Paris* (D), **274** : 2867-2870.
- HONACKI, J. H., KINMAN, K. E. & KOEPLI, J. W., 1982. — *Mammal species of the World. A taxonomic and geographic reference*. Allen Press, Inc., & Ass. of Syst. Coll., Lawrence, Kansas, U.S.A. : 1-694.
- HUGOT, J. P., 1980 a. — Sur le genre *Citellina* Prenzel, 1928 (Oxyuridae, Nematoda). *Ann. Parasitol. Hum. Comp.*, **55** (1) : 97-109.
- HUGOT, J. P., 1980 b. — Trois nouveaux *Syphacia* (*Syphacteria*) (Nematoda, Oxyurinae), parasites d'Eureculis africains. *Bull. Mus. natn. Hist. Nat. Sect. A, Zool. Biol. Ecol. Anm.*, **2** (1) : 87-97.

- HUGOT, J. P., 1980 c. — Morphologie et position systématique de *Rauscherina citelli* (Tiner et Rausch, 1950) n. gen., n. cb., et *R. eutamii* (Tiner, 1948) n. cb. *Bull. Mus. nat. Hist. nat. Sect. A, Zool. Biol. Ecol. Anim.*, 2 (1) : 99-107.
- HUGOT, J. P., 1981. — Les Syphacinae (Oxyuridae) parasites de Sciurides. Évolution des genres *Syphacina* et *Syphaculea*. *Mém. Mus. nat. Hist. nat. (A)*, 121 : 1-64.
- HUGOT, J. P., 1982 a. — Sur le genre *Welcomia* (Oxyuridae, Nematoda), parasite de Rongeurs archaïques. *Bull. Mus. nat. Hist. nat. Sect. A, Zool. Biol. Ecol. Anim.*, 4 (1-2) : 25-48.
- HUGOT, J. P., 1982 b. — *Zenkoxyrus quentini* (Nematoda) : un nouvel Oxyure d'Anomalure. *Bull. Mus. nat. Hist. nat. Sect. A, Zool. Biol. Ecol. Anim.*, 4 (1-2) : 49-59.
- HUGOT, J. P., 1982 c. — Sur le genre *Hilgertia* (Oxyuridae, Nematoda) parasite de Rongeurs Cténodactylidés. *Bull. Mus. nat. Hist. nat. Sect. A, Zool. Biol. Ecol. Anim.*, 4 (3-4) : 419-431.
- HUGOT, J. P., 1983 a. — Deux Oxyures parasites de *Petromus typicus*, un Rongeur sud-africain archaïque. *Bull. Mus. nat. Hist. nat. Sect. A, Zool. Biol. Ecol. Anim.*, 5 (1) : 187-199.
- HUGOT, J. P., 1983 b. — Redescription d'*Helminthoxys tyflopilosa* et considération sur la systématique des Oxyuridae parasites de Rongeurs. *Ann. Parasitol. Hum. Comp.*, 58 (3) : 255-265.
- HUGOT, J. P., 1984 a. — L'insémination traumatique chez les Oxyures de Dermoptères et de Léporidés. Étude morphologique comparée. Considérations sur la phylogénèse. *Ann. Parasitol. Hum. Comp.*, 59 (4) : 379-385.
- HUGOT, J. P., 1984 b. — Étude morphologique de *Zenkoxyrus mabokensis* (Oxyuridae, Nematoda), parasite de *Zenkerella insignis* (Anomaluridae, Rongeur). *Syst. Parasitol.*, 6 : 131-137.
- HUGOT, J. P., 1985 a. — Sur le genre *Sypharista* (Oxyuridae, Nematoda). Étude morphologique. Systématique numérique. Paléogéographie. *Ann. Parasitol. Hum. Comp.*, 60 (2) : 165-193.
- HUGOT, J. P., 1985 b. — Sur le genre *Acanthoxyurus* (Oxyuridae, Nematoda). Étude morphologique. *Bull. Mus. nat. Hist. nat. Sect. A, Zool. Biol. Ecol. Anim.*, 7 (1) : 157-179.
- HUGOT, J. P., 1985 c. — Sur le genre *Trypanoxyuris* (Oxyuridae, Nematoda). III. Sous-genre *Trypanoxyuris* parasite de Primates Cebidae et Atilidae. *Bull. Mus. nat. Hist. nat. Sect. A, Zool. Biol. Ecol. Anim.*, 7 (1) : 131-155.
- HUGOT, J. P., BAIN, O. & CASSONE, J., 1982. — Insémination traumatique et tube de ponte chez l'Oxyure parasite du Lapin domestique. *C. R. Acad. Sci., Paris*, 294 : 707-710.
- HUGOT, J. P., BAIN, O. & CASSONE, J., 1983. — Sur le genre *Pasalaris* (Oxyuridae : Nematoda), parasite de Léporidés. *Syst. Parasitol.*, 5 : 305-316.
- HUGOT, J. P. & QUENTIN, J. C., 1985. — Étude morphologique de six espèces nouvelles ou peu connues appartenant au genre *Syphacia* (Oxyuridae, Nematoda). *Bull. Mus. nat. Hist. nat. Sect. A, Zool. Biol. Ecol. Anim.*, 7 (2) : 383-400.
- HUSSAIN, S. T., DE BRUIJN, H. & LEINDERS, J. M., 1978. — Middle Eocene rodents from the Kala Chitta Range (Punjab, Pakistan). *Proc. K. Ned. Akad. Wet., Ser. B, Paleontol. Geol. Phys. Chem.*, 81 (1) : 74-112.
- JAEGER, J. J., DENYS, C. & COFFAIT, B., 1985. — New Phiomorpha and Anomaluridae from the late Eocene of North-West Africa : Phylogenetic Implications. In : W. P. Luckett & J. L. Hartenberger, *Evolutionary Relationships among Rodents. A Multidisciplinary Analysis*, NATO ASI Series : Series A, 92. Plenum Press, New York : 1-721.
- JAEGER, J. J., TONG, H., BUFFETAUT, E. & INCAVAT, R., 1985. — The first fossil Rodents from the Miocene of Northern Thailand and their bearing on the problem of the origin of the Muridae. *Rev. Paleobot.*, 4 (1) : 1-7.
- JEANNEL, R., 1942. — *Genèse des faunes terrestres*. P.U.F., Paris : 1-512, pl. 1-8.
- JOHNSON, S., 1967. — A new nematode of the genus *Syphacia* (Oxyuroidea) from the squirrel, *Funambulus pennanti*, from Rajasthan, India. *Proc. Zool. Soc. (Calcutta)*, 20 (1) : 83-85.
- KENAGY, G. J. & HOYT, D. F., 1980. — Reingestion of Feces in Rodents and Its Daily Rhythmicity. *Oecologia (Berl.)*, 44 : 403-409.
- LAVOCAT, R., 1955. — Sur les relations systématiques entre les Théridomyidés et divers Rongeurs fossiles d'Afrique. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 240 : 634-635.
- LAVOCAT, R., 1971. — Affinités systématiques des Caviomorphes et des Phiomorphes et origine africaine des Caviomorphes. *Ann. Acad. Bras. Cienc.*, 43 (suppl.) : 515-522.
- LAVOCAT, R., 1973. — Les Rongeurs du Miocène d'Afrique orientale. I. Miocène inférieur. *Mém. Trav. E.P.H.E., Inst. Montpellier*, 1 : 1-284.
- LAVOCAT, R. & PARENT, J. P., 1985. — Phylogenetic Analysis of Middle Ear Features in Fossil and Living Rodents. In : W. P. Luckett & J. L. Hartenberger, *Evolutionary Relationships among Rodents. A Multidisciplinary Analysis*, NATO ASI Series : Series A, 92. Plenum Press, New York : 1-721.
- LEIDY, J., 1856. — A synopsis of Entozoa and some of their ectoengenders observed by the author. *Proc. Acad. Nat. Sci. Phila.* 8 (1) : 42-58.
- LI, C. K., 1977. — Paleocene Eurymyoids (Anagalida, Mammalia) of Qianshan, Anhui. *Vertrieb Palasiat.*, 15 : 103-118.
- LI, C. K. & TING, S. Y., 1985. — Possible Phylogenetic Relationship of Asiatic Eurymyids and Rodents, with Comments on Mimotomids. In : W. P. Luckett & J. L. Hartenberger, *Evolutionary Relationships among Rodents. A Multidisciplinary Analysis*, NATO ASI Series : Series A, 92. Plenum Press, New York : 1-721.
- LINDSAY, E. H., 1977. — *Simiis* and origin of the Cricetidae (Rodentia : Muridae). *Géobios (Lyon)*, 10 (4) : 597-623.
- LINSTOW, O. F. B., 1884. — Helminthologische. *Arch. naturgesch.*, 50 (1) : 125-145.
- LINSTOW, O. F. B., 1899. — Nematoden aus der Berliner Zoologischen Sammlung. *Mitt. Zool. Mus. Berl.*, 1 (2) : 1-28.
- LOPEZ MARTINEZ, N., 1974. — Taux taxonomique d'évolution dans l'ordre des Lagomorphes (Mammalia). *Bull. Soc. Géol., Fr.*, 16 (7) : 422-430.
- LOPEZ MARTINEZ, N., 1985. — Reconstruction of Ancestral Cranioskeletal Features in the Order Lagomorpha. In : W. P. Luckett & J. L. Hartenberger, *Evolutionary Relationships among Rodents. A Multidisciplinary Analysis*, NATO ASI Series : Series A, 92. Plenum Press, New York : 1-721.
- LUCKETT, P. W. & HARTENBERGER, J. L., 1985. — Comments and Conclusions. In : W. P. Luckett & J. L. Hartenberger, *Evolutionary Relationships among Rodents*.

- A *Multidisciplinary Analysis*. NATO ASI Series : Series A, 92. Plenum Press, New York : 1-721.
- MAC LURE, G. W., 1932. — Nematode parasite of Mammals with a description of a new species *Wellcomeia brunickii* from specimen collected in the New York Zoological Park, 1930. *Zoologica (N. Y.)*, 15 (1) : 1-28.
- MATILE, L., TASSY, P. & GOUDY, D., 1987. — Introduction à la Systématique Zoologique. In : Société Française de Systématique, *Biosystema*, 1 : 1-126.
- MAUPAS, E. & SEURAT, L. G., 1916. — Sur les mécanismes de l'accouplement chez les Nématodes. *C. R. Soc. Biol.*, 79 : 607-611.
- MEIN, P., 1970. — Les Sciuropères (Mamm., Rod.) Néogènes d'Europe occidentale. *Géobios (Lyon)*, 3 (3) : 1-53.
- MIRZA, M. B. & SINGH, S. B., 1934. — *Syphacia sciuri* n. sp., a new oxyurid worm from *Sciurus palmarum*. *Curr. Sci. (Bangalore)*, 2 : 345-346.
- MÖNNING, H. O., 1931. — A second species of the Nematode Genus *Acanthoxyurus*. 17th Rep. Vet. Res. Un. S. Afr. : 269-272.
- MOROT, C., 1882. — Des pelotes stomacales des Léporidés. *Mém. Soc. Centr. Méd. Vet.*, Sér. 1, 12 : 139-239.
- OW-YANG, C. K., 1971. — Studies on the Nematodes parasites of malayan rodents. I. The Rhabdiasidae, Trichuroidae and Oxyuridae. *J. Helminthol.*, 45 (2-3) : 93-109.
- PARENT, J. P., 1980. — Recherches sur l'oreille moyenne des Rongeurs actuels et fossiles. Anatomie. Valeur systématique. *Mém. Trav. E.P.H.E., Montpellier*, 11 : 1-286.
- PARRA ORMEÑO, M. S. B. E., 1953. — Estudio de dos nuevos Helminthos intestinales de *Lagidium peruanum*. *Publ. Mus. Hist. nat. Javier, Prado* Ser. A, Zool., 11 : 1-26.
- PATTERSON, B. & WOOD, A. E., 1982. — Rodents from the Desandean Oligocene of Bolivia and the relationships of Caviomorpha. *Bull. Mus. Comp. Zool.*, 149 (7) : 371-543.
- PETTER, A. J., 1966. — Équilibre des espèces dans les populations de Nématodes parasites du colon des tortues terrestres. *Bull. Mus. natn. Hist. nat. Sect. A, Zool. Biol. Ecol. Anim.*, 39 (1) : 1-252.
- POLHILL, R. A., 1968. — Tanzania in : Conservation of vegetation in Africa south of the Sahara. *Acta, Phytogeogr. Suec.*, 54 : 166-178.
- PRENDL, A. R., 1928. — Zur Kenntnis der Darmhelminthen einiger Nagetiere. *Rev. Microbiol. Epidem. Parasitol.*, 7 : 410-416.
- PRICE, E. W., 1928. — Two new Nematodes worms from Rodents. *Pro U. S. nat. Mus.*, 74 (4) : 1-5.
- QUENTIN, J. C., 1966. — Oxyures de Muridae africains. *Ann. Parasitol. Hum. Comp.*, 41 (5) : 443-452.
- QUENTIN, J. C., 1968. — Description de *Syphacia (Syphacia) alata* n. sp., Oxyure parasite du Rongeur Cricétidé *Zygodontomys lasiurus* (Lund, 1839). *Bull. Mus. natn. Hist. nat. Sect. A, Zool. Biol. Ecol. Anim.*, 40 (4) : 807-813.
- QUENTIN, J. C., 1969 a. — *Helminthoxyus frestasi* n. sp., Oxyure parasite d'un Rongeur Echimyidae du Brésil. *Bull. Mus. natn. Hist. nat. Sect. A, Zool. Biol. Ecol. Anim.*, 41 (2) : 579-583.
- QUENTIN, J. C., 1969 b. — Etude de Nématodes *Syphacia* parasites de Rongeurs sud-américains et de leurs corrélations biogéographiques avec certaines espèces néarctiques. *Bull. Mus. natn. Hist. nat. Sect. A, Zool. Biol. Ecol. Anim.*, 41 (4) : 909-925.
- QUENTIN, J. C., 1970. — Description d'un nouvel Oxyurine *Sypharista kameguiti* n. gen., n. sp., parasite d'un Écureuil volant du Japon. *Bull. Mus. natn. Hist. nat. Sect. A, Zool. Biol. Ecol. Anim.*, 42 (5) : 989-995.
- QUENTIN, J. C., 1971 a. — Sur les modalités d'évolution chez quelques lignées d'Helminthes de Rongeurs Muroidea. *Th. Doc. Sc.*, Paris.
- QUENTIN, J. C., 1971 b. — Morphologie comparée des structures céphaliques et génitales des Oxyures du genre *Syphacia*. *Ann. Parasitol. Hum. Comp.*, 46 (1) : 15-60.
- QUENTIN, J. C., 1973 a. — Affinités entre les Oxyures parasites de Rongeurs Hystéricidés, Erethizontidés et Dinomyidés. Intérêt paléobiogéographique. *C. R. Acad. Sci. Paris (D)*, 276 : 2015-2017.
- QUENTIN, J. C., 1973 b. — Morphologie et position systématique d'*Oxyurus stassichi* Sell., 1897. Intérêt paléobiogéographique de cette espèce. *Bull. Mus. natn. Hist. nat. Sect. A, Zool. Biol. Ecol. Anim.*, 112 : 1403-1408.
- QUENTIN, J. C., 1973 c. — Les Oxyurinae de Rongeurs. *Bull. Mus. natn. Hist. nat. Sect. A, Zool. Biol. Ecol. Anim.*, 112 : 1045-1096.
- QUENTIN, J. C., 1974. — Sur les Oxyures d'Anomaluroides. *Bull. Mus. natn. Hist. nat. Sect. A, Zool. Biol. Ecol. Anim.*, 178 : 1507-1521.
- QUENTIN, J. C., 1975. — Essai de classification des Oxyures Heteroxyenmatidae. *Mém. Mus. natn. Hist. nat. (A)*, 94 : 51-96.
- QUENTIN, J. C., 1977. — Sur la morphologie de *Syphacia callosciuri* n. sp. Oxyure parasite d'un Écureuil de Malaisie et sur l'origine de l'Oxyure du *Rattus* : *Syphacia muris* (Yamaguti, 1935). *Ann. Parasitol. Hum. Comp.*, 52 (5) : 559-567.
- QUENTIN, J. C., BABERO, B. B. & CATTAN, P. E., 1979. — Helminthofaune du Chili. V. *Syphacia (Syphacia), phyllorhis* n. sp., nouvel Oxyure parasite d'un Rongeur Cricétidé au Chili. *Bull. Mus. natn. Hist. nat. Sect. A, Zool. Biol. Ecol. Anim.*, 2 : 323-327.
- QUENTIN, J. C., BETTERTON, C. & KRISHNASAMY, M., 1979. — Oxyures nouveaux ou peu connus parasites de Primates de Rongeurs et de Dermoptères en Malaisie. Création du sous-genre *Colobenterobius* n. subgen. *Bull. Mus. natn. Hist. nat. Sect. A, Zool. Biol. Ecol. Anim.*, 4 : 1031-1050.
- QUENTIN, J. C. & DURETTE-DESSET, M. C., 1974. — Helminthofaune des Rongeurs Cricétidés malgaches du genre *Brachyuromys*. *Bull. Mus. natn. Hist. nat. Sect. A, Zool. Biol. Ecol. Anim.*, 178 : 1507-1523.
- QUENTIN, J. C., COURTIN, S. S. & FONTECILLA, J. A., 1975. — *Octodontoxyus giganteus* n. gen., n. sp. Nuevo nemátodo parásito de un roedor caviomorfo de Chile. *Bol. Chil. Parasitol.*, 30 : 21-25.
- QUENTIN, J. C. & KINSELLA, J. M., 1972. — Étude de trois espèces d'Oxyures *Syphacia* parasites de Rongeurs Cricétidés nord-américains. *Ann. Parasitol. Hum. Comp.*, 47 (5) : 717-733.
- QUENTIN, J. C. & KRISHNASAMY, M., 1975. — Spéciations des Oxyures parasites de Rongeurs Petauristinae en Malaisie. *Mém. Mus. natn. Hist. nat. (A)*, 94 : 1-50.
- RAHM, U., 1975. — Superfamille des Anomaluroidés. In : Grzimek, *Le Monde animal. Encyclopédie de la vie des bêtes*, 11 (2). Stauffer S.A., Zurich : 1-611.
- RAILLET, A., 1916. — Nématodes parasites de Rongeurs. *Rec. Méd. Vét. Ec. Alfort*, 92 : 517-521.
- READ, C. P. & MILLEMAN, R. E., 1953. — Helminth parasites in kangaroo rats. *Univ. California Publ. Zool.*, 59 (3) : 61-80.
- RUDOLPH, C. A., 1802. — Neue Beobachtungen über die Eingeweidewürmer. *Arch. Zool. u. Zoot. brsg. v. Wiedemann, Braunschweig*, 3 (55) : 1-32.

- RUDOLPH, C. A., 1819. — *Entozoa synopsis cui accedunt manissa duplex et indices locupletissimi*. Berlin, 8° : 1-811, pl. 1-10.
- SAHNI, A., BHATIA, S. B., HARTENBERGER, J. L., JAEGER, J. J., KUMAR, K., SUDRE, J. & VIANEY-LIAUD, M., 1981. — Vertebrates from the Subathu formation and comments on the biogeography of Indian subcontinent during the early Paleogene. *Bull. Soc. Geol. Fr.*, 23 (6) : 689-695.
- SAHNI, A., KUMAR, K., HARTENBERGER, J. L., JAEGER, J. J., RAGE, J. C., SUDRE, J. & VIANEY-LIAUD, M., 1982. — Microvertébrés nouveaux des Trapps du Océan (Inde) : mise en évidence de communication terrestre probable entre la Laurasie et l'Inde à la limite Crétacé-Tertiaire. *Bull. Soc. Geol. Fr.*, 24 (5-6) : 1093-1099.
- SAMBON, L., 1907. — Descriptions of some new species of animal parasites. *Proc. Zool. Soc. Lond.*, 1 : 282-283.
- SANDGROUND, J. H., 1928. — Some new Cestode and Nematode parasites from Tanganyika Territory. *Proc. Boston. Soc. Nat. Hist.*, 39 (4) : 131-150.
- SANDGROUND, J. H., 1933. — Reports on the scientific results of an expedition to the South-western highlands of Tanganyika territory. VI. Parasitic Nematodes from East Africa and Southern Rhodesia. *Bull. Mus. Comp. Zool. Harv. Univ.*, 75 (6) : 263-293.
- SCHMIDT, G. D. & KUNTZ, R. E., 1968. — Nematodes parasites of Oceania. Oxyurids of mammals of Palawan, P.I., with description of four new species of *Syphacia*. *Parasitology*, 58 (4) : 845-854.
- SCHULZ, R. S., 1948. — New Nematodes from Ochotonidae in the Altai and Mongolia. *Dok. Akad. Nauk. SSSR*, 61 (1) : 173-176 (en russe).
- SCHURMANS-STEKHOVEN, J. H., 1952. — Nematodos parasitos de anfibios, pajaros y mamíferos de la Republica Argentina. *Acta Zool. Lilloana*, 10 : 315-400.
- SCOTT ELLIS, L. & MARXSON, L. R., 1979. — Evolution of the Chipmunk genera *Eutamias* and *Tamias*. *J. Mammal.*, 60 (2) : 331-334.
- SFN, S. & THOMAS, H., 1979. — Découverte de Rongeurs dans le Miocène moyen de la Formation Hofuf (Province du Hasa, Arabie saoudite). *C. R. Somm. Soc. géol. Fr.*, 1 : 34-37.
- SETTI, E., 1897. — Nuovi elminti dell' Eritrea. *Soc. Lig. Sci. Nat. Geogr. (Genova)*, 8 (2) : 1-51.
- SEURAT, L. G., 1915 a. — Sur deux nouveaux Oxyures du Maroc. *Bull. Soc. Hist. Nat. Afr. Nord*, 7 (2) : 24-31.
- SEURAT, L. G., 1915 b. — Nématodes parasites. Expédition de MM. Walter Rotschild, E. Hartet et C. Hilgert dans le sud Algèren. *Novit. Zool.*, 22 : 1-25.
- SEURAT, L. G., 1916. — Sur les Oxyures de Mammifères. *C. R. Soc. Biol. (Paris)*, 79 : 64-68.
- SEURAT, L. G., 1920. — Histoire naturelle des Nématodes de la Berbérie. I. Morphologie, développement et affinités des Nématodes. Imp. S. Stammel, Alger : 1-221.
- SHARPILO, J. O., 1973. — Representatives of the genus *Syphacia* Seurat, 1916 (Nematoda, Syphaciidae) in the Ukrainian S.S.R. *Vestn. Zool.*, 5 : 56-65 (en russe).
- SIMPSON, G. G., 1945. — The principles of classification and a classification of mammals. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, 85 : 1-250.
- SINGH, K. S., 1962. — Parasitological survey of Kumann region, Part III. *Wellcome indica* n. sp. (Oxyuridae, Nematoda) from the flying squirrels. *Ind. J. Helminthol.*, 14 : 31-46.
- SKINKER, M. S., 1931. — Three new parasitic nematode worms. *Proc. U. S. Nat. Mus.*, 79 : 1-9.
- SKRJABIN, K. I. & SCHIKHOBALOVA, N. P., 1948. — Sur la reclassification des Nématodes de la famille des Subuluridae. *Dokl. Akad. Nauk. SSSR*, 60 (1) : 189-191 (en russe).
- SKRJABIN, K. I. & SCHIKHOBALOVA, N. P., 1951. — Réorganisation de la classification des Nématodes du sous-ordre des Oxyurata Skrijabin, 1923. *Tr. Gelfmintol. Lah.*, 5 : 5-8 (en russe).
- SOKAL, R. R. & SNEATH, P. H. A., 1963. — *Principles of Numerical Taxonomy*. Freeman & Co, San Francisco : 1-573.
- SUTTON, C. A. & HUGOT, J. P., 1987. — Étude morphologique de *Wellcomeia dolichotis* n. sp. oxyure du Rongeur Caviomorphe néotropical : *Dolichotis patagonum*. *Syst. Parasitol.*, 10 (2) : 85-93.
- SZALAY, F. S., 1985. — Rodents and Lagomorph Morphotype Adaptations, Origins and relationships : Some Postcranial Attributes Analyzed. In : W. P. Luckett & J. L. Hartenberger, *Evolutionary Relationships among Rodents. A Multidisciplinary Analysis*. NATO ASI Series : Series A, 92. Plenum Press, New York : 1-721.
- TAYLOR, E. L., 1940. — Pseudo-rumination in the rabbit. *J. Zool. Ser. A*, 110 : 159-163.
- TERMIER, H. & TERMIER, G., 1979. — *Histoire de la Terre*. P.U.F., Paris : 1-430.
- TILLIER, S., 1986. — Théorie de l'évolution et phylogénies. In : Nouvelle Encyclopédie des Sciences et des Techniques, *L'Ordre et la Diversité du Vivant*. Faillard, Paris : 1-289.
- TINER, J. D., 1948. — *Syphacia eutamii* n. sp. from the least chipmunk *Eutamias minimus* with a key of the genus (Nematoda, Oxyuridae). *J. Parasitol.*, 34 (2) : 87-92.
- TINER, J. O. & RAUSCH, R. L., 1949. *Syphacia thompsoni* (Nematoda, Oxyuridae) from the Red Squirrel. *J. Mammal.*, 57 : 1-6.
- TINER, J. O. & RAUSCH, R. L., 1950. — Two new *Syphacia* (Nematoda, Oxyuridae) and observations of the Inner Circle Circumoral papillae in North American species of the genus. *Nat. Hist. Mus. (Chic.)*, 30 (2) : 202-203.
- TRAVASSOS, L., 1919. — Esboço de uma chave general dos nematodeos parasitos. *Rev. Vet. Zootec. (Mamíferos)*, 10 : 59-70.
- TRAVASSOS, L., 1923. — Informações sobre a fauna helmintológica de Matto Grosso. *Folha Med.*, 4 : 58-60.
- TRAVASSOS, L., 1929. — Contribuição preliminar a systematica dos nematodeos dos arthropodos. *Mem. Inst. Oswaldo Cruz (Rio de J.)*, suppl. 5, 19-25.
- TRAVASSOS, L., 1937. — Contribuição ao conhecimento da Phylogenia dos Oxyuridae (Nematoda). *Mem. Inst. Oswaldo Cruz (Rio de J.)*, 32 (4) : 607-613.
- VIANEY-LIAUD, M., 1974. — *Paleosciurus garí* nov. sp., écureuil terrestre de l'Oligocène moyen du Quercy. Données nouvelles sur l'apparition des Sciurides en Europe. *Ain. Paleontol. Vertebr.*, 60 : 103-122.
- VIANEY-LIAUD, M., 1985. — Possible Relationships among Eocene and Lower Oligocene Rodents of Asia, Europe and North America. In : W. P. Luckett & J. L. Hartenberger, *Evolutionary Relationships among Rodents. A Multidisciplinary Analysis*. NATO ASI Series : Series A, 92. Plenum Press, New York : 1-721.
- VIGUERAS, I. P., 1943. — Un genero y cinco especies nuevas de helmintos cubanos. *Univ. Habana*, 8 : 315-356.

- VIRET, J., 1955. — Rodentia fossiles. La denture des Rongeurs actuels et fossiles. In : P. P. Grassé, *Traité de Zoologie*, 17 (2). Masson & C^o, Paris : 1-1573.
- WALHERT, J. H., 1985. — Cranial Foramina of Rodents. In : W. P. Luckett & J. L. Hartenberger, *Evolutionary Relationships among Rodents. A Multidisciplinary Analysis*, NATO ASI Series : Series A, 92. Plenum Press, New York : 1-721.
- WILLMOTT, S., 1974. — Glossary. In : R. C. Anderson & A. G. Chabaud, *CIH keys to the Nematode parasites of Vertebrates*, 1, C.A.B. publications, England : i-iv + 1-18.
- WOOD, A. E., 1935. — Evolution and relationships of the Heteromyid Rodents, with new forms from the tertiary of western North America. *Ann. Carnegie Mus.*, 24 : 73-262.
- WOOD, A. E., 1955. — A revised classification of the rodents. *J. Mammal.*, 36 : 165-187.
- WOOD, A. E., 1957. — What, if anything, is a rabbit? *Evolution*, 11 : 417-425.
- WOOD, A. E., 1958. — Eocene radiation and phylogeny of the rodents. *Evolution*, 13 : 354-361.
- WOOD, A. E., 1974. — The evolution of the old world and new world hystricomorphs. *Symp. Zool. Soc. Lond.*, 34 : 21-60.
- WOOD, A. E., 1977. — The evolution of the rodent Family Ctenodactylidae. *J. Paleontol. Soc. India*, 20 : 120-137.
- WOOD, A. E., 1985. — The Relationships, Origin and Dispersal of the Hystricognathous Rodents. In : W. P. Luckett & J. L. Hartenberger, *Evolutionary Relationships among Rodents. A Multidisciplinary Analysis*, NATO ASI Series : Series A, 92. Plenum Press, New York : 1-721.
- WOOD, A. E. & SIMONS, E. L., 1968. — Early Cenozoic Mammalian faunas Fayum province, Egypt. *Peabody Mus. Nat. Hist. Yale Univ.*, 28 : 1-103.
- WOODS, C. A. & HERMANSON, J. W., 1985. — Myology of Hystricognath Rodents : an Analysis of Form, Function and Phylogeny. In : W. P. Luckett & J. L. Hartenberger, *Evolutionary Relationships among Rodents. A Multidisciplinary Analysis*, NATO ASI Series : Series A, 92. Plenum Press, New York : 1-721.
- YAMAGUTI, S., 1935. — Studies on the Helminth fauna of Japan. Part 13. Mammalian Nematodes. *Jpn. J. Zool.*, 6 : 433-457.
- YAMAGUTI, S., 1943. — Studies on the Helminth fauna of Japan. Part 43. Mammalian Nematodes IV. *Jpn. J. Zool.*, 10 (3) : 427-454.

INDEX SYSTÉMATIQUE

Les chiffres en italique renvoient à une illustration

A

Acanthion 101, 136.
Acanthion brachyura 95.
Acanthoxyurini 24, 50, 74, 75, 76, 77, 79, 86, 87, 88, 93, 118, 120, 121, 122, 123, 129, 130, 131, 131, 133, 134.
Acanthoxyurus 50, 51, 54, 57, 62, 74, 77, 79, 86, 87, 87, 88, 89, 90, 92, 93, 98, 116, 117, 120, 121, 122, 123, 130, 131, 131, 133, 134.
Acanthoxyurus (Petronema) shortidgei 87.
Acanthoxyurus anacanthos 50, 86, 87, 87, 88, 89.
Acanthoxyurus aequaliter 86, 87, 88, 93, 134.
Acanthoxyurus becrofti 86, 87, 88, 89.
Acanthoxyurus coronata 86, 88.
Acanthoxyurus hunkeleri 86, 88.
Acanthoxyurus obubra 86, 87, 88.
Acanthoxyurus vincentii 86, 87, 88.
Acomyx calirinus 110.
Acomyx ruscatus 110.
Africanoxys 103, 106, 107, 113, 116, 131, 131, 133.
 Amphibiens 27.
 Anomaluridae 50, 90, 91, 92, 93, 118, 121, 123, 128, 129, 131.
 Anomalurinae 79, 86, 90, 91.
 Anomaluroidea 76, 77, 126, 127, 128, 129, 130, 131.
Anomalurus 88, 89, 90, 91.
Anomalurus becroftii 86, 88, 92.
Anomalurus derbianus 86, 88, 89, 92, 93.
Anomalurus derbianus beldeni 88.
Anomalurus derbianus fraseri 86, 88, 92.
Anomalurus derbianus jacksonii 88.
Anomalurus derbianus neavei 86, 88.
Anomalurus derbianus orientalis 86, 88.
Anomalurus sp. 86.
Anomalurus pelti 88.
Anomalurus pusillus 88.
 Aptodontidae 114, 126, 127.
Apodemus agrarius 110.
Apodemus flavicollis 109.
Apodemus spp 109.
Apodemus sylvaticus 109.
 Athropodes 23.
Arvicola sapidus 109.
 Arvicolidae 78, 111, 115, 117, 118, 131.
 Arvicolinae 112.
 Ascariidae 23.
Atherurus 100.
Atherurus africanus 95.
Atlantoxerus getulus 103.

B

Bathyergidae 77, 82, 91, 125, 136.
 Bathyergoidea 99.
Bolomys lasianus 109.
Brachyromys betsileoensis 110.
Brachyromys rautirohita 110.

C

Callosciurini 106, 116, 117.
Callosciurus caniceps 103, 104.
Callosciurus notatus 108.
Calomys callosus 110.
 Capromyidae 79, 136.
Capromys pilorides 96.
Capromys pretentilis 96.
 Caviidae 79, 136.
 Caviidae 99, 100, 125.
 Caviomorpha 95, 99, 100, 102, 125, 126, 127, 128, 129, 130, 131, 136.
 Chappatiomyidae 124, 125, 126, 127, 127, 131.
 Chinchillidae 79, 136.
 Chinchilloidea 99, 125.
Chiropodomys giroardi 103, 109.
Citellina 84.
Clethrionomys glareolus 109, 110.
Clethrionomys rufocanus 109.
Clethrionomys rutilus 110.
Coendou 98, 101, 130.
Coendou prehensilis 95.
 Cricetidae 77, 78, 111, 115, 117, 123, 130, 131, 131.
 Cricetoxylus 77, 110, 111, 112, 113, 114, 117, 130, 131, 133.
 Ctenodactylidae 76, 77, 79, 81, 82, 84, 118, 123, 126, 127, 129, 131.
 Ctenodactyloidea 83, 91, 115, 123, 124, 125, 126, 127, 131.
Ctenodactylus 81, 82.
Ctenodactylus gombi 77.
Cynocephalus 103, 105.
Cynocephalus variegatus 103.

D

Dasyprocta agouti 96.
 Dasyproctidae 79, 136.
 Dermoptères 103, 105.
Dicrostonyx groenlandicus 109.
 Dinomyidae 79, 94, 98, 100, 101, 102, 128, 129, 130, 136.
Dinomys 98, 101, 102, 130.
Dinomys branickii 95, 100.
 Diplopedes 27.
Dipodomys 83.
Dipodomys deserti 82.
Dipodomys merriami 82.
Dipodomys panamintinus 82.
Dolichotis patagonum 136.
 Duplicidentés 123.

E

Echymidae 79.
Erethizon 98, 100, 101.
Erethizon dorsatum 95.

- Erethizontidae 79, 94, 98, 100, 101, 102, 125, 126, 127, 127,
128, 129, 130, 131, 136.
Erethizontidae 99.
Eutamias sibiricus 109.
Eutheria 124.
- F
- Franmorpha 124.
Funambuli 106, 114, 116.
Funambulus palmarum 108.
Funambulus pennanti 103, 108.
Funisciurus anerythrus 103.
Funisciurus isabella 103.
Funisciurus lemmiscatus 103.
Funisciurus pyrropus 103.
- G
- Geomysidae 83, 126, 127, 129, 131, 136.
Gerbilinae 112.
Gerbillus campestris 109.
Glaucomys 117.
Glaucomys sabrinus 109.
Glaucomys volans 109.
Glires 119, 123, 128, 129, 131, 134, 135, 136.
- H
- Helosciurus gambianus* 103.
Helminthes 34, 137.
Helminthoxys 44, 51, 54, 55, 57, 73, 74, 77, 79, 95, 96, 96, 97,
97, 98, 99, 101, 102, 120, 121, 122, 123, 130, 131, 133, 134,
136.
Helminthoxys caudatus 95, 96, 97, 98, 134
Helminthoxys effilatus 96.
Helminthoxys freitasi 96, 96, 97, 98.
Helminthoxys gigantea 96, 96, 97, 98.
Helminthoxys pujoli 96, 96, 97, 98.
Helminthoxys queantini 96, 96, 97, 98.
Helminthoxys tiffophila 96, 96, 97, 98.
Helminthoxys urichi 96, 96, 97, 98.
Helminthoxys velcy 95, 96, 97, 98.
Heomys 123, 125, 127.
Heomys orientalis 123.
Hesperomyinae 111, 112, 115, 117, 118, 131.
Heterocephalus 82.
Heteromyidae 76, 77, 79, 83, 84, 123, 126, 128, 129, 131.
Heteromyoidea 128.
Heteromyoxys 51, 54, 57, 74, 79, 80, 82, 83, 84, 102, 120,
121, 122, 131, 134.
Heteromyoxys deserti 80, 82, 134.
Heteromyoxys longiejector 80, 82.
Heteroxynematidae 23, 136.
Hilgertia 51, 54, 57, 74, 77, 79, 80, 81, 82, 84, 118, 120, 121,
122, 123, 129, 131, 134.
Hilgertia hilgerti 77, 80, 81, 82, 134.
Hilgertia seurati 77, 80, 82.
Hilgerti 24, 74, 75, 76, 77, 79, 80, 81, 84, 85, 120, 121, 122,
123, 129, 131, 133, 134.
Hydrochaeridae 79, 94, 101, 128, 129, 131, 136.
Hydrochaeris 101.
Hydrochaeris hydrochaeris 94.
Hylosciscus stella 109.
Hypopetes 116.
Hypopetes alboniger 109.
Hypopetes lepidus 108, 109.
- I
- Idiouxys* 44, 50, 51, 54, 57, 86, 87, 88, 89, 90, 93, 120, 121,
122, 123, 130, 131, 133, 134.
Idiouxys queantini 86, 87, 88, 133, 134.
Idiurus 88, 90.
Idiurus macratus 86, 88
Idiurus sp. 86, 88.
Idiurus zenkeri 88.
Insectes 27.
Invertébrés 27, 30.
Iomys borsfieldi 109.
Ischyromyoidea 83, 91, 114, 115, 124, 125, 126, 127, 127, 131,
137.
- L
- Lagidium peruanum* 96.
Lagidium viscacia 96.
Lagomorphes 21, 23, 31, 37, 76, 77, 84, 85, 119, 123, 124,
126, 127, 127, 128, 129, 135, 136.
Lamotemys okensis 110, 117.
Lariscus insignis 108.
Lemniscomys striatus 109.
Lemurinae 135.
Lepilemur leucopus 135.
Leporidae 30, 79, 84, 85, 123, 128, 131.
Lepus americanus 84.
Lepus capensis 84
Lepus granatensis 84
Lepus sinensis 84
Lophuromys sikupui 109.
- M
- Macropodidae 135.
Mammifères 23, 27, 92, 123, 135.
Marmotini 76, 77, 83, 114, 123, 129, 131.
Marsupial 135.
Mastomys erythroleucus 109.
Mastomys sp. 109.
Melomys cervinipes 109.
Menetes berdmorei 108.
Mesocricetus 130.
Mesocricetus auratus 110.
Microcavia australis 95.
Microcavia mata 96.
Micomys minutus 110.
Microtus gregalis 109.
Microtus mexicanus 109.
Microtus montebelli 109.
Microtus nivalis 109.
Microtus pennsylvanicus 109.
Microtus spp. 109.
Muridae 78, 115, 117, 123, 130.
Murinae 111, 112, 117, 118.
Murioidea 76, 77, 112, 115, 118, 126, 127, 127, 128, 129, 130,
131, 135, 137.
Mus minutoides 109
Mus musculus 109.
Mus setulosus 109.

- N
- Nectomys alfaroi* 109.
Nectomys squamipes 109.
 Nématodes 23, 26, 27, 31, 34, 35, 43, 44, 45, 49, 51, 134
 Nesomyidae 115, 117, 130.
 Nesomyinae 111, 115.
- O
- Ocotodon degus* 96.
 Octodontidae 79, 136.
 Octodontoidea 99, 125.
Octodontoxys 74, 77, 79, 96, 133.
Octodontoxys gigantea 96.
 Oiseaux 23.
Orienteoxys 106, 107, 108, 108, 116, 117, 131, 131, 133.
Oryzologus cucullatus 84.
Oryzomys alfaroi 110.
Oryzomys calliginosus 109.
Oryzomys nigripes 109.
Oryzomys palustris 110.
Oryzomys sp. 110.
Oryzomys subflavus 110.
Oxyurida 23, 26, 27, 28, 30, 31, 34, 45, 48, 49, 52, 60, 84, 92, 101, 134, 136.
 Oxyuridae 23.
 Oxyuroidea 21, 23.
- P
- Paraxerus cepapi* 103.
Paraxerus palliatus 103.
Paraxerus poensis 103.
 Passalurini 26, 74, 75, 76, 77, 79, 80, 81, 84, 86, 120, 121, 122, 123, 129, 131, 133, 134.
Passalurus 30, 51, 54, 57, 74, 79, 80, 84, 85, 86, 120, 121, 122, 131, 134.
Passalurus umbigicus 80, 84, 85, 134.
Passalurus nonanulatus 80, 84, 85.
 Pectinator 82.
Pectinator spekei 77, 82.
Pedetes capensis 94.
 Pedetidae 94, 100.
 Perognathus 83.
Perognathus californicus 82.
Perognathus sp. 82.
Peromyscus leucopus 110.
Peromyscus maniculatus 110.
Petaurista 103, 105, 116, 118.
Petaurista elegans 103, 104, 116.
Petaurista leucogenes 102, 104.
Petaurista petaurista 103, 104, 116.
 Petauristinae 78, 108, 114, 115, 116, 117, 130, 131.
Petauxyris 102, 104, 113, 116, 131, 134.
Pennomys genibarbis 103, 104.
Petinomys setosus 109.
Petinomys vordermonni 103.
Petromus 77, 88, 89, 91, 93.
Petromus typicus, 86, 88.
Petromys 44, 50, 51, 54, 57, 77, 86, 88, 89, 90, 93, 120, 121, 122, 123, 130, 131, 133, 134
Petronema shortridgei 87, 88, 134.
 Phalangeridae 135.
 Pharyngodonidae 23
 Phasmidien 23, 26, 27, 31, 34, 35, 43, 44, 49, 51, 134
 Phiomorpha 99, 100, 125, 126, 127, 128, 129, 130, 131.
 Phiomidiidae 91, 93.
Phyllotis darwini 110.
- Pitymys subterraneus* 109.
Praomys jacksoni 109.
Praomys mario 109.
Praomys tullbergi 109.
 Primates 48.
Pronolagus crassicaudatus 84.
 Protoxerini 116, 116.
Protoxerus stangeri 103.
Protocoelophaga 44, 51, 54, 57, 74, 79, 94, 94, 95, 95, 97, 98, 99, 102, 120, 121, 122, 123, 130, 131, 134, 136.
Protozoophaga obesa 94, 94, 95, 134.
 Protozoophagini 26, 74, 75, 76, 77, 79, 94, 94, 95, 96, 97, 99, 102, 120, 121, 122, 123, 129, 130, 131, 134.
Pseudocheirus peregrinus 135.
Pteromys volans 84.
Pteromyiscus pulverulentus 103, 104.
Philocercus louii 109.
- Q
- Quentenora* 103, 106, 107, 113, 116, 131.
Quentinema 103, 104, 113, 116, 131, 131, 134.
- R
- Rattus exulans* 109.
Rattus fuscipes 109.
Rattus norvegicus 109.
Rattus rajah 109.
Rattus rattus 109.
Rattus tunneyi 109.
Ratufa affinis 103.
Rauschtineria 51, 54, 57, 74, 79, 80, 82, 83, 84, 120, 121, 122, 131, 134.
Rauschtineria eitelli 80, 83, 134.
Rauschtineria eutamii 80, 83.
 Reptiles 27.
 Rhabditida 23, 44, 45.
Rhinocenturus laticaudatus 109.
Rhipidomys latinus 110.
 Rodentia 124.
Romerolagus diazi 84.
 Rongeurs 21, 23, 31, 37, 76, 77, 82, 83, 84, 85, 86, 94, 102, 115, 119, 123, 124, 125, 126, 127, 128, 129, 134, 135, 136.
 Ruminants 135.
- S
- Sciuridae 82, 83, 108, 128, 129, 130, 131.
 Sciurinae 78, 79, 114
 Sciurini 114, 123.
 Sciurognathes 123.
 Sciuroidea 76, 77, 114, 115, 116, 118, 126, 128, 129, 131, 135, 137.
Sciurotamias davidionus 109.
Sciurus 117.
Sciurus vulgaris 84, 109.
Seuratyxuris 109, 111, 112, 114, 117, 130, 131, 133.
Sigomodon hispidus 110.
 Simplicidentés 123.
 Spermophilus 83, 84.
Spermophilus arnotus 83.
Spermophilus beecheyi 83.
Spermophilus variegatus 83.
Sphiggurus 98, 101.
Sphiggurus spinosus 95.
 Spirurida 44, 45.
Suidasciurus steerii, 109.

- Sphylagus floridanus* 84, 85.
Syphalutaea 26, 44, 49, 51, 54, 57, 74, 78, 106, 107, 108, 109, 113, 116, 117, 118, 120, 121, 122, 130, 131, 131, 134
Syphalutaea coli 108, 109.
Syphalutaea critesi 108, 109.
Syphalutaea magnispiculae 108, 109.
Syphalutaea magnispiculae 108, 109.
Syphalutaea miserii 108, 109.
Syphalutaea sarawakensis 108, 109.
Syphalutaea schmidti 108, 109.
Syphalutaea sobolevi 109, 134.
Syphalutaea thomsoni 108, 109, 117.
Syphacia 23, 44, 49, 51, 54, 55, 57, 58, 73, 74, 77, 78, 89, 90, 109, 110, 111, 112, 113, 114, 117, 118, 120, 121, 122, 123, 130, 131, 131, 133.
Syphacia (Cricetaxys) brachyromphus 110, 111.
Syphacia (Cricetaxys) mesocriceti 110, 111.
Syphacia (Cricetaxys) ocausis 110, 111, 133.
Syphacia (Cricetaxys) raimolirota 110, 111.
Syphario (Searatxys) criceti 110, 111.
Syphacia (Searatxys) evaginata 110, 111.
Syphacia (Searatxys) megadentata 110, 111.
Syphacia (Searatxys) oryzantis 110, 111.
Syphacia (Searatxys) pahangi 109, 111, 133.
Syphacia (Searatxys) petromysci 110, 111.
Syphacia (Searatxys) petrasevici 110, 111.
Syphacia (Searatxys) phyllotis 110, 111.
Syphacia (Searatxys) rauschi 110, 111.
Syphacia (Searatxys) sigmandi 110, 111.
Syphacia (Syphacia) alata 109, 111.
Syphacia (Syphacia) arctica 109, 111.
Syphacia (Syphacia) darwini 109, 111.
Syphacia (Syphacia) emileiraman 109, 111.
Syphacia (Syphacia) frederici 109, 111.
Syphacia (Syphacia) lapharomys 109, 111.
Syphacia (Syphacia) uegalan 109, 111.
Syphacia (Syphacia) inontana 109, 111.
Syphacia (Syphacia) mgeriana 109, 111.
Syphacia (Syphacia) obvelata 109, 111, 133.
Syphacia (Syphacia) odilbainae 109, 111.
Syphacia (Syphacia) stroma 109, 111.
Syphacia (Syphacia) ventrii 109, 111.
Syphacia agraria 110.
Syphacia inntata 110.
Syphacia samorodni 110.
Syphacia vanderbrueli 110.
Syphaciinae 21, 23, 26, 28, 31, 35, 37, 39, 43, 44, 45, 48, 49, 50, 51, 52, 60, 77, 81, 84, 86, 114, 115, 118, 119, 123, 126, 127, 128, 129, 131, 133, 134, 135, 136.
Syphaciini 26, 74, 75, 76, 77, 78, 84, 102, 104, 105, 106, 107, 108, 110, 111, 112, 113, 118, 120, 121, 122, 123, 129, 130, 131, 131, 135, 137.
Sypharista 23, 44, 51, 54, 57, 74, 77, 78, 102, 104, 105, 112, 113, 116, 117, 118, 120, 121, 122, 130, 131, 131, 134.
Sypharista (Petaaxys) clausi 103, 104.
Sypharista (Petaaxys) cynocephali 103, 105.
Sypharista (Petaaxys) denticulata 103, 104.
Sypharista (Petaaxys) indica 103, 105.
Sypharista (Petaaxys) inflata 103, 104.
Sypharista (Petaaxys) kinabalaensis 103, 104.
Sypharista (Petaaxys) pachylabiata 103, 105.
Sypharista (Petaaxys) ramachandranii 103, 104.
Sypharista (Petaaxys) sharifi 103, 104.
Sypharista (Petaaxys) taylora 103, 105.
Sypharista (Petaaxys) tridentata 102, 104, 134.
Sypharista (Quenninema) callosicri 103, 104, 134.
Sypharista (Quenninema) longicauda 103.
Sypharista (Quenninema) nanki 103, 104.
Sypharista (Sypharista) kamagaii 102, 104, 134.
Syphatineria 23, 44, 51, 54, 57, 74, 78, 103, 106, 107, 113, 116, 117, 118, 120, 121, 122, 123, 130, 131, 131, 133.
Syphatineria (Africanoxys) adami 103, 106, 133.
Syphatineria (Africanoxys) cepapi 103, 106.
Syphatineria (Africanoxys) feeri 103, 106.
Syphatineria (Africanoxys) interjeria 103, 106.
Syphatineria (Africanoxys) ividensis 103, 106.
Syphatineria (Africanoxys) paraxeri 103.
Syphatineria (Africanoxys) pearsi 103, 106.
Syphatineria (Orientaxys) insignis 106.
Syphatineria (Orientaxys) oceanica 106, 108.
Syphatineria (Orientaxys) owayangi 106, 108, 133.
Syphatineria (Orientaxys) rhinosi 109.
Syphatineria (Orientaxys) siamensis 106, 108.
Syphatineria (Quentenora) faunabali 103, 106.
Syphatineria (Quentenora) lakorea 108.
Syphatineria (Quentenora) scuri 103.
Syphatineria (Quentenora) sp. 108.
Syphatineria (Syphatineria) antiqua 103, 106.
Syphatineria (Syphatineria) pallarsi 103, 106, 133.
Syphatineria (Syphatineria) transafricana 103, 106.

T
Tamias 83, 84, 117.
Tamias aeneus 83.
Tamias minimus 83.
Tamiasciurus 131.
Tamiasciurus 117.
Tamiasciurus hadsonicus 109.
Tamias macclellandi 84.
Taterillus gracilis 109.
 Thelastomatidae 23.
 Theridomyidae 91, 127.
 Thryononyidae 50, 76, 77, 79, 86, 91, 121, 123, 125, 129, 131.
 Thryononyidea 99.
 Thryonomyidae 99.
 Thryonomyi 91.
 Thrichomys aperoides 96.
 Tylopodes 135.

V
 Vertébrés 23, 27, 34, 60, 134.

W
Wellcomia 29, 44, 51, 54, 57, 62, 73, 74, 79, 94, 94, 95, 97, 98, 99, 100, 101, 102, 120, 121, 122, 123, 130, 131, 134, 136.
Wellcomia brantkii 94, 95, 95, 101.
Wellcomia carolodaninii 94, 95, 95, 98, 101.
Wellcomia canpar 94, 95, 95, 98, 101.
Wellcomia decorata 95, 101.
Wellcomia dolichotis 136.
Wellcomia evhista 95, 95, 100, 101.
Wellcomia inichelli 94, 95, 100, 134.
Wellcomia roassillonii 94, 95, 95, 98, 100.
Wellcomia samhani 95, 95, 98.
Wellcomia saavizi 94, 95, 95, 98, 100.
Wellcomia stossichi 94, 95, 100.

X
Xerini 106, 114, 116, 130.
Xerus erythropus 103.
Xerus ratillus 103.

Z
Zenkerella 88, 90, 91.
Zenkerella insignis 86, 88.
Zenkerellinae 79, 86, 90, 91.
Zenkozaxaris 44, 50, 51, 54, 57, 74, 77, 79, 86, 87, 88, 89, 90, 93, 120, 121, 122, 123, 130, 131, 134.
Zenkozaxaris makakensis 86, 87, 88, 134.
Zenkozaxaris quentini 86, 133.
Zygodontomyi brevicauda 109.



ANNEXE

Tableau des données.

Les espèces, désignées par leur sigle, sont figurées en colonne et énumérées par ordre alphabétique du nom de genre et, à l'intérieur de chaque genre, par ordre alphabétique du nom d'espèce. Les caractères (variables) morphologiques, désignés par leur numéro, sont figurés en ligne. La présence d'un caractère est représentée par le symbole : [1]. L'absence d'un caractère est représentée par le symbole : [.]

Date de distribution : 18 novembre 1988.

Dépôt légal : novembre 1988.

IMPRIMERIE F. PAILLART — ABBEVILLE

N° d'impression : 7044

Dépôt légal : 4^e trimestre 1988

DERNIERS TITRES PARUS
RECENTLY PUBLISHED MEMOIRS

SÉRIE A (ZOOLOGIE) :

- Tome 140 : Alain DUBOIS, 1988 — The genus in zoology. A contribution to the theory of evolutionary systematics. 124 pp. (ISBN 2-85653-151-2) 150 FF.
- Tome 139 : Alain DUBOIS, 1988 — Le genre en zoologie. Essai de systématique théorique. 132 pp. (ISBN 2-85653-152-0) 150 FF.
- Tome 138 : Christian ERARD, 1987 — Écologie et comportement des gobe-mouches (Aves : Muscipalinae, Platysteirinae, Monarchinae) du Nord-Est du Gabon. 256 pp. (ISBN 2-85653-142-3) 250 FF.
- Tome 137 : Jacques FOREST, 1987 — Résultats des campagnes Musorstom, volume 3. Les Polychelidae ou « Pagures symétriques » (Crustacea Coenobitoidea). 274 pp. (ISBN 2-85653-141-5) 300 FF.
- Tome 136 : Claude MONNIOT et Françoise MONNIOT, 1987 — Les Ascidies de Polynésie française. 156 pp. (ISBN 2-85653-139-3) 200 FF.

SÉRIE B (BOTANIQUE) :

- Tome 31 : Odile PONCY, 1985 — Le genre Inga (Légumineuses, Mimosoideae) en Guyane française. Systématique, Morphologie des formes juvéniles, Écologie. 124 pp. (ISBN 2-85653-135-0) 210 FF.
- Tome 30 : Lucile ALLORGE, 1985 — Monographie des Apocynacées — Tabernaemontanoïdées américaines. 216 pp. (ISBN 2-85653-132-6) 280 FF.
- Tome 29 : Monique KEDDAM-MALPLANCHE, 1985 — Le Pollen et les stomates des Gardénies (Rubiaceae) du Gabon. Morphologie et tendances évolutives. 109 pp. (ISBN 2-85653-131-C-8) 220 FF.
- Tome 28 : Marie-France ROQUEBERT, 1981 — Analyse des phénomènes pariétaux au cours de la conidogénèse chez quelques Champignons microscopiques. 79 pp. (ISBN 2-85653-116-4) 130 FF.
- Tome 27 : Auteurs multiples, 1981 — Entretiens du Muséum : Palynologie et Climats, 16-18 octobre 1979. 302 pp. (ISBN 2-85653-110-5) 300 FF.

SÉRIE C (SCIENCES DE LA TERRE) :

- Tome 53 : Donald E. RUSSELL, Jean-Pierre SANTORO and Denise SIGOGNEAU-RUSSELL, 1988 — Teeth Revisited : Proceedings of the VIIIth International Symposium on Dental Morphology. 462 pp. (ISBN 2-85653-148-2) 625 FF.
- Tome 10 : Jacques ROGER, 1962 (Réimpression/Reprint 1988) — Les Époques de la nature. Éditions critique. 344 pp. (ISBN 2-85653-160-1) 100 FF.
- Tome 52 : Donald E. RUSSELL and ZHAI Ren-Jie, 1987 — The Paleogene of Asia: mammals and stratigraphy. 490 pp. (ISBN 2-85653-140-7) 300 FF.
- Tome 51 : Mireille GAYET, 1986 — Ramallichys Gayet du Cénomanien inférieur marin de Ramallah (Judée), une introduction aux relations phylogénétiques des Ostariophys. 81 pp. (ISBN 2-85653-138-5) 130 FF.
- Tome 50 : Jean-Marie ROUCHY, 1983 — La genèse des évaporites messiniennes de Méditerranée. 267 pp. (ISBN 2-85653-122-9) 290 FF.

Prix hors taxe, valides jusqu'à juin 1989. Frais de port en sus. Vente en France : TVA 4%.

Prices in French Francs are valid until June 1989. Postage not included.



Jean-Pierre HUGOT, Docteur Vétérinaire, est Ingénieur de Recherche au CNRS et travaille dans le laboratoire de Zoologie des Vers du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris. Sa spécialité est l'étude de la morphologie, de la biologie, de la systématique et de l'évolution des Nématodes parasites de Mammifères.

La révision de la classification des Syphacinae, qu'il présente ici, utilise parallèlement la méthode statistique, qui permet de construire une classification phénétique, et la méthode cladistique qui permet de construire une classification phylogénétique.

Elle s'appuie sur une quarantaine de travaux préliminaires publiés depuis dix ans et consacrés à l'étude morphologique de cent-une espèces d'oxyures, toutes parasites de Rongeurs ou de Lagomorphes.

ÉDITIONS DU MUSÉUM 38, RUE GEOFFROY SAINT-HILAIRE 75005 - PARIS 1988 ISBN . 2-85653-157-1 ISSN . 0078-9747
--

PRIX : 208 FF TTC (France)
200 FF (Étranger)