La lignée *Dipetalonema*.

Nouvel essai de classification *.

par A.-G. CHABAUD et Odile BAIN

Laboratoire de Zoologie (Vers), associé au C.N.R.S.,
Muséum national d'Histoire naturelle, 43 rue Cuvier, F 75231 Paris Cedex 05.

Résumé.

En confrontant l'évolution morphologique avec le spectre d'hôtes et la répartition géographique, nous sommes amenés à supposer que les *Dipetalonema sensu largo* correspondent à une lignée gondwanienne, qui aurait évolué après la séparation des trois grands continents austraux.

Nous proposons les coupures systématiques suivantes :

- *Sprattia* n. gen., espèce type *S. venacavincola*, parasites de Marsupiaux australiens, qui seraient apparentés au groupe *Litomosa* ;
- *Breinlia* Yorke et Maplestone, 1926, et *Breinlia* (*Johnstonema*) (Yeh, 1957), parasites de Marsupiaux australiens ;
- *Skrjabinofilaria* Travassos, 1925, parasites de Marsupiaux américains ;
- *Macdonaldius* Khanna, 1933, parasites de Reptiles américains ;
- *Dipetalonema* (*Orihelia*) n. sub. gen., espèce type *D. (O.) anticlava*, parasites de Dasypodidés ;
- *Dipetalonema* (*Acanthocheilonema*) (Cobbold, 1870), parasites d'Insectivores, de Carnivores, de Pinnipèdes, plus rarement de Rongeurs ;
- *Dipetalonema* (*Molinema*) (Freitas et Lent, 1939), parasites de Rongeurs caviomorphes et de castors ;
- *Dipetalonema* (*Loxodontofilaria*) (Berghe et Gillain, 1939), parasites d'Ungulés éthiopiens ;
- *Dipetalonema* (*Chenofilaria*) (Kou, 1958), parasites de Pholidotes asiatiques et de Marsupiaux australiens ;
- *Dipetalonema* (*Dipetalonema*) (Diesing, 1861), parasites de Primates américains ;
- *Monanema* Anteson, 1968, parasites de Rongeurs non caviomorphes ;
- *Ackertia* (Vaz, 1934), parasites de Rongeurs caviomorphes ;
- *Tetrapetalonema* (*Sandnema*) n. sub. gen., espèce type *T. (S.) digitata*, parasites d'Insectivores et de Primates asiatiques ;

* Travail effectué grâce à une subvention de l'Organisation Mondiale de la Santé.

- *Tetrapetalonema* (*Tetrapetalonema*) (Faust, 1935), parasites de Tupaidae, de Platyrrhiniens et, plus rarement, de Rongeurs et Carnivores américains ;
- *Tetrapetalonema* (*Esslingeria*) n. sub. gen., espèce type *T. (E.) perstans*, parasites d'Anthropoïdes africains et de l'Homme ;
- *Filarissima* (Chabaud, 1974), parasites de Caviomorphes.

Summary.

The *Dipetalonema* lineage, an attempt of classification.

Through comparing the morphological evolution to the host range and the geographical distribution we can suggest *Dipetalonema sensu-largo* may be interpreted as a gondwanian lineage which may have evolved after the three main austral continents drifted apart.

Therefore, we propose the following systematic splitting :

- *Sprattia* n. gen., type species : *S. venacavincola* parasite of Australian Marsupials, which may be related to *Litomosa* ;
- *Breinlia* Yorke and Maplestone, 1926, and *Breinlia* (*Johnstonema*) (Yeh, 1957), parasite of Australian Marsupials ;
- *Skrjabinofilaria* (Travassos, 1925), parasite of American Marsupials ;
- *Macdonaldius* (Khanna, 1933), parasite of American Reptiles ;
- *Dipetalonema* (*Orihelia*) n. sub. gen., type species : *D. (O.) anticlava*, parasite of Dasypodidae ;
- *Dipetalonema* (*Acanthocheilonema*) (Cobbald, 1870), parasite of Insectivora, Carnivora, Pinnipedia, sometimes Rodents ;
- *Dipetalonema* (*Molinema*) (Freitas and Lent, 1939), parasite of Caviomorpha and Beavers ;
- *Dipetalonema* (*Loxodontofilaria*) (Berghe and Gillain, 1939), parasite of Ethiopian Ungulates ;
- *Dipetalonema* (*Chenofilaria*) (Kou, 1958), parasite of Asiatic Pholidota and Australian Marsupials ;
- *Dipetalonema* (*Dipetalonema*) (Diesing, 1861), parasite of American Primates ;
- *Monanema* Anteson, 1968, parasite of Rodents other than Caviomorpha ;
- *Ackertia* (Vaz, 1934), parasite of Caviomorpha ;
- *Tetrapetalonema* (*Sandnema*) n. sub. gen., type species : *T. (S.) digitata*, parasite of Asiatic Insectivora and Primates ;
- *Tetrapetalonema* (*Tetrapetalonema*) (Faust, 1935), parasite of Tupaidae, Platyrrhini, and, sometimes, American Rodents and Carnivora ;
- *Tetrapetalonema* (*Esslingeria*) n. sub. gen., type species : *T. (E.) perstans*, parasite of African Anthropoidea and Humans ;
- *Filarissima* (Chabaud, 1974), parasite of Caviomorpha.

Le genre *Dipetalonema* est considéré depuis longtemps comme un ensemble apparemment assez homogène, mais suffisamment varié pour nécessiter des coupures génériques. Toutefois, les différents auteurs s'accordent mal sur ces divisions et la tentative la plus élaborée, qui est celle de Yeh (1957) a été peu suivie.

Depuis cette date, des descriptions précises d'espèces variées ont été publiées. De nouveaux caractères, jusqu'à présent trop peu connus pour être utilisés, permettent maintenant de mieux définir les divers groupes.

Une révision morphologique, confrontée à l'analyse des spectres d'hôtes et de la répartition géographique, conduit à des hypothèses sur l'évolution de la lignée qui nous paraissent suffisamment cohérentes pour qu'une classification soit proposée.

I. - Définition et limites de la lignée *Dipetalonema*

La lignée *Dipetalonema* est difficile à définir, puisque tous les degrés d'évolution y sont observés. Nous proposons d'y rassembler des *Onchocercinae* à queue longue, dont la capsule buccale est constituée, chez l'adulte, de deux segments (4 chez la forme la plus primitive, *Skryabinofilaria*) et dont la pointe caudale porte deux languettes ; les languettes peuvent être presque atrophiées (groupe *Breinlia*) ; les capsules buccales s'atrophient en même temps que l'œsophage (formes spécialisées dans les différents groupes).

Cette définition restant peu précise, nous pensons qu'il est utile de passer rapidement en revue les genres d'*Onchocercinae* qui ne paraissent pas faire partie de la lignée *Dipetalonema*.

Nous n'envisageons pas le cas de *Mansonella ozzardi* (Manson, 1897), car les caractères morphologiques sont insuffisamment connus.

— *Ochoterenella* Caballero, 1944 et *Befilaria* Chabaud, Anderson et Brygoo, 1959, ont été retirées des *Onchocercinae* pour être placés respectivement dans les *Waltonellinae* et les *Oswaldofilariinae* (Bain et Prod'hon, 1974 ; Bain et Sulahian, 1974).

— *Onchocerca* Diesing, 1841 (= *Wehrdikmansia* Caballero, 1945), *Elaeophora* Railliet et Henry, 1912, *Cordophilus* Monnig, 1926 (= *Alcefilaria* Oschmarin et Belouss, 1951) *Paulianfilaria* Chabaud, 1961 et *Deraiphoronema* Romanovitch, 1916, ont une queue courte.

— La lignée *Brugia-Wuchereria* nous paraît distincte de la lignée *Dipetalonema*, car, même chez les formes les plus primitives, les formations chitinoïdes buccales sont d'emblée réduites et l'*area rugosa* n'est pas constituée. *Courduriella* Chabaud, Brygoo et Pétter, 1961, pourrait constituer la forme la plus évoluée actuellement connue de cette lignée, car l'extrémité caudale, ronde et un peu enflée, et l'*area rugosa* encore peu différenciée des stries cuticulaires normales évoquent plus la lignée *Brugia* que la lignée *Dipetalonema*.

— *Cutifilaria* Bain et Schulz-Key, 1975, constitue une forme très spécialisée qu'il est difficile de rattacher à la lignée *Dipetalonema*, plutôt qu'à une autre.

Les genres suivants semblent plus proches de la lignée *Dipetalonema* et pourraient y être inclus sans inconvénient, mais, ayant toujours été distingués nettement des *Dipetalonema*, nous préférons, de façon un peu arbitraire, ne pas les traiter dans ce cadre. Ce sont :

— *Litosoides* Chandler, 1931 (voir Esslinger, 1973) et *Pseudolitosoma* Yamaguti, 1941, respectivement parasites de Chiroptères et de Rongeurs, caractérisés par une capsule buccale tubuliforme ;

— *Migonella* Lent et Freitas, 1946, mal connu, en est peut-être proche, mais le plateau céphalique est allongé dans le sens médian (Anderson, 1967) ;

— *Litosoma* Yorke et Maplestone, 1927, qui se reconnaît à une capsule buccale complexe formée de quatre segments bien sclérifiés, dont le postérieur est inclus dans le tissu œsophagien (Bain, 1967). Il semble que nous devions en rapprocher deux espèces de Marsupiaux australiens considérées précédemment comme *Dipetalonema* ou *Breinlia*, dont les caractères bien particuliers ont conduit Spratt et Varughèse à les isoler dans un sous-groupe (A_2). La structure de leur capsule buccale et l'œsophage large et non divisé les rapprochent en fait de *Litosoma* et nous proposons pour elles un nouveau genre, *Sprattia*, avec la définition suivante :

Sprattia n. gen. : Onchocercinae à extrémité céphalique atténuée, capsule buccale bien développée, à parois d'épaisseur régulière, limitant une cavité buccale subsphérique ; plateau céphalique à grand axe médian ; papilles labiales externes latérales présentes ; œsophage non divisé ; extrémité caudale longue, arrondie, avec petites saillies papilliformes ; lamina du spicule gauche allongée ; microfilaire à gaine ; parasites de Marsupiaux australiens.

Espèce type : *Sprattia venacavincola* (Spratt et Varughèse, 1975) n. comb.

Autre espèce : *S. capilliforme* (Baylis, 1934) n. comb.

En revanche, certaines espèces traditionnellement incluses dans les *Dipetalonema* nous paraissent en devoir être exclues ;

— *D. spiralis* (Molin, 1860) avait, sur l'étude des femelles, été placé avec hésitation par Sandground (1938) dans le genre *Dipetalonema*, mais la redescription plus moderne du mâle par Lent et Freitas, en 1942, montre qu'il s'agit d'une espèce pourvue de grandes ailes caudales, qui, en dehors de l'ornementation cuticulaire, ressemble beaucoup au genre *Bostrichodera* Sandground, 1938 (Dirofiliariinae) ; nous proposons de désigner cette espèce parasite de Bradypodidés comme *Bostrichodera spiralis* (Molin, 1860) n. comb ;

— De même, *Deraiphoronema freitaslenti* Yeh, 1957, parasite de Myrmecophagidés ne nous paraît avoir aucune affinité réelle avec *Deraiphoronema evansi* (Lewis, 1822), parasite de Camélidés ; elle est proche de *B. spiralis* et nous la désignons comme *Bostrichodera freitaslenti* (Yeh, 1957) n. comb.

II. - Évolution morphologique

La lignée obéit aux lois habituelles qui transforment un Spiruride en une Filaire, et le caractère plus ou moins évolué de chaque espèce apparaît clairement.

— PLATEAU CÉPHALIQUE : Initialement carré, le plateau céphalique tend à s'étirer dans l'axe latéral, mais aussi parfois au contraire dans l'axe médian. Il y a donc deux

poussées évolutives distinctes et il importe de ne grouper dans un taxon générique ou subgénérique que les espèces ayant la même tendance évolutive.

Les papilles de la tête comprennent au départ six labiales externes et quatre céphaliques ; les labiales externes latérales disparaissent rapidement, les céphaliques très tardivement ;

— CAPSULE BUCCALE : Alors que le groupe *Litomosa* a une capsule buccale assez complète, seul le genre archaïque *Skrjabinofilaria* conserve trois segments distincts ; la larve du quatrième stade de *Dipetalonema viteae* (espèce primitive) montre déjà la réduction du segment postérieur intracésophagien (Bain et coll., 1973) ; les adultes les plus primitifs de la lignée *Dipetalonema* ont une capsule buccale réduite à deux segments qui nous paraissent correspondre aux 2° et 3° des *Litomosa*. Le 2° segment disparaît assez rapidement au cours de l'évolution, mais le 3° (anneau préœsophagien) ne s'efface que tardivement chez les formes dont l'œsophage est atrophié ;

— ŒSOPHAGE : D'abord divisé, avec une portion glandulaire plus épaisse que la portion musculaire, il perd progressivement cette différenciation, puis s'atrophie et tend à former un fin tube fibreux ; l'extrémité antérieure, en particulier, s'atrophie de façon poussée ;

— DEIRIDES : Elles ne s'observent bien que chez quelques formes très primitives ;

— PAPILLES CAUDALES : A partir du type Spiruride (4 paires de papilles précloacales, une impaire précloacale, 2 ou 3 paires sur la partie moyenne de la queue et 3 ou 4 paires terminales, plus les phasmides), on assiste à une migration des papilles, qui tendent à s'atrophier et à former un cercle autour du cloaque et un petit groupe terminal. Il est possible cependant de déceler deux poussées évolutives distinctes : dans un groupe, les 4 paires précloacales persistent longuement et les papilles de la région moyenne de la queue s'atrophient ; dans un autre groupe, au contraire, ce sont les papilles précloacales qui s'atrophient le plus vite ;

— SPICULES : Dans l'évolution des spicules également, deux évolutions se manifestent ; dans un groupe, le spicule gauche se raccourcit et devient presque semblable au spicule droit ; dans la plupart des cas, au contraire, les spicules s'allongent, particulièrement le gauche, et le rapport spicule gauche-spicule droit tend à croître. Le gubernaculum, présent chez des formes primitives à spicules puissants, ne se trouve, au contraire, dans un autre groupe, que chez quelques formes évoluées ;

— LANGUETTES CAUDALES : Les languettes caudales, absentes ou peu développées dans le groupe *Breinlia*, sont un des éléments assez caractéristiques des autres *Dipetalonema*. On observe d'abord deux languettes latérales phasmidiales, puis, chez les femelles, la pointe caudale elle-même s'incise et forme deux pétales supplémentaires chez les espèces les plus évoluées. Chez les mâles, la pointe caudale, au contraire se simplifie et s'allonge en fin d'évolution ;

— AUTRES CARACTÈRES : Nous n'avons pas retenu la position de la vulve comme caractère systématique important. Nous supposons que la microfilaire incluse dans une gaine est un caractère primitif, car cette gaine correspond à une enveloppe ovulaire et les embryons sont pondus à un stade d'autant plus jeune que l'espèce est plus évoluée.

A côté des éléments morphologiques, la sériation biologique qui avait été admise par l'un d'entre nous (1952) peut être conservée.

III. - Divisions génériques et subgénériques : hypothèses sur l'évolution de la lignée

Le fait que le spectre d'hôtes soit d'un type très caractéristique paraît pouvoir aider à comprendre l'évolution de la lignée.

En effet, à quelques exceptions près, tous les Mammifères qui hébergent des *Dipetalonema* sont des Mammifères anciens, c'est-à-dire appartenant à des groupes dont les représentants au paléocène ou à l'éocène ne diffèrent pas essentiellement des représentants actuels.

Toute une série de travaux récents (voir en particulier, Durette-Desset, 1971, sur les Héliamosomes ; Quentin, 1971, sur les Helminthes de Muroidea), indiquent que l'évolution des Nématodes ne paraît pas se faire de façon progressive en suivant l'évolution des hôtes, mais au contraire par le phénomène de capture, c'est-à-dire par les spéciations qui accompagnent l'isolement écologique ou géographique d'une espèce s'adaptant à de nouveaux hôtes.

Il peut s'agir d'un phénomène mineur lorsqu'une espèce se différencie de l'espèce originelle en s'adaptant à un Mammifère voisin, ou d'un phénomène majeur lorsqu'une lignée conquiert un nouveau groupe d'hôtes, offrant de nombreuses niches écologiques disponibles et donnant alors lieu à une véritable explosion évolutive.

Les deux hypothèses de base sont :

- 1) Une lignée parasitaire se diversifie essentiellement au moment où l'apparition et l'explosion d'un groupe d'hôtes offre de nouvelles niches écologiques ;
- 2) L'évolution des Nématodes s'arrête rapidement et ne se poursuit ultérieurement que par les spéciations banales qui accompagnent l'isolement des souches.

En s'appuyant sur ces notions, nous supposons que la lignée *Dipetalonema* est une lignée gondwanienne, qui aurait explosé à une époque relativement tardive après la séparation des trois grands continents austraux. En effet, nous constatons que les trois genres les plus primitifs, *Skrjabinofilaria*, *Acanthocheilonema* et *Breinlia*, sont précisément parasites des animaux les plus anciens présents dans chacun des trois continents : *Skrjabinofilaria* chez les Marsupiaux américains, *Acanthocheilonema* chez les Insectivores et les Carnivores africains, *Breinlia* chez les Marsupiaux australiens. Le prototype de la lignée est inconnu et chacun des trois genres considérés présente des particularités et des signes d'évolution déjà avancée. En outre, comme l'ont remarqué Spratt et Varughèse, les Marsupiaux australiens parasités ne sont pas les plus primitifs ; ce sont les Phalangeridés et les Macropodidés. De la même façon, en Afrique, les Insectivores *Tenrecoidea* sont indemnes. Nous supposons donc que

l'évolution de la lignée est postérieure à la séparation des continents et pourrait être située au Paléocène.

Nous chercherons à suivre l'évolution de chaque branche à l'intérieur de chacun des trois grands continents.

A) Région néotropicale.

Schématiquement, le peuplement en Mammifères de l'Amérique du Sud comprend trois phases : 1) les Marsupiaux et les Xénarthres ; 2) les Caviomorphes et les Platyrrhiens ; 3) tout à fait à la fin du Tertiaire, l'envahissement par les Carnivores, les Ongulés et les Rongeurs modernes de la région néarctique.

Chez les Marsupiaux et Xénarthres, nous trouvons deux groupes très caractéristiques.

a) CHEZ LES MARSUPIAUX.

— *Skrjabinothylax skrjabini* (Travassos, 1925), considéré souvent comme une Setaire, appartient à notre avis à la lignée *Dipetalonema* (Bain et Durette-Desset, 1973) ; elle est remarquablement primitive, du fait que la capsule buccale est encore constituée de trois segments, mais elle présente des signes d'hyperspécialisation, comme il est fréquent chez les Nématodes reliques (capsule buccale saillante, vulve et ovéjecteur hypertrophiés...) ;

— *Dipetalonema pricei* (Vaz et Pereira, 1934), reste énigmatique, bien qu'un mâle ait été redécrit par Caballero (1947), mais le spécimen étant endommagé, beaucoup d'éléments importants restent inconnus. Certains caractères semblent primitifs (œsophage), mais le rapport spiculaire est assez élevé, et il est douteux que cette deuxième espèce soit une véritable relique.

b) CHEZ LES XÉNARTHRES.

— *Dipetalonema anticlava* est une espèce parasite de Dasypodidés, qui est très primitive par sa capsule buccale et par les grosses et nombreuses papilles caudales du mâle. Toutefois, le plateau céphalique très étiré latéralement, le rapport spiculaire élevé et l'asymétrie des papilles caudales montrent, comme chez *Skrjabinothylax*, des éléments d'hyperspécialisation. Nous proposons d'isoler cette espèce dans un sous-genre particulier : *Dipetalonema* (*Orihelix*) n. subgen.

c) CHEZ LES REPTILES.

— *Macdonaldius* Khanna, 1933 (= *Saurothylax* Caballero, 1954, selon Chabaud et Frank, 1961 a et Sonin, 1968) ne peut, en dépit de son parasitisme chez des Reptiles, être considéré comme une forme primitive (œsophage non divisé, capsule buccale avec seulement un anneau préœsophagien ; répartition géographique réduite au Nouveau Monde). Il s'agit donc à notre avis d'un phénomène de capture à partir de la lignée *Dipetalonema*.

d) CHEZ LES CAVIOMORPHES ET CHEZ LE CASTOR.

Toute une série d'espèces sont primitives et proches des *Dipetalonema* parasites d'Insectivores-Carnivores. Ce groupe peut s'en distinguer cependant par un œsophage glandulaire de même largeur ou à peine plus large que l'œsophage musculaire, par une

tête souvent fortement dilatée aux extrémités latérales et par un spicule droit aux formes caractéristiques (lame complexe, en cornet). Nous pensons donc qu'il est possible de reprendre au niveau d'un sous-genre un taxon proposé par Freitas et Lent, 1939, et nous désignerons ce groupe sous le nom de *Dipetalonema* (*Molinema*).

Chez les mêmes hôtes, le genre *Ackertia* (Vaz, 1934), pose un problème plus difficile. Deux espèces, *A. burgosi* (de la Barrera, 1926) et *A. finlayi* (Mazza et Fiorra, 1932) (= *A. dorsti* Bain et Hocquet, 1968 ; = *Dipetalonema finlayi* redécrit par Buckley, 1973), présentent des affinités nettes avec les *Molinema* et s'interprètent aisément comme des stades plus avancés de l'évolution morphologique de ceux-ci (réduction plus poussée des papilles céphaliques, de la capsule buccale, de l'œsophage, des papilles et des languettes caudales). Nous conservons donc ces deux espèces dans le genre *Ackertia sensu stricto*, le genre *Filarissima* (Chabaud, 1974), toujours chez les mêmes hôtes, constituant pour nous le stade ultime de cette évolution.

En revanche, les deux autres espèces placées actuellement dans le genre *Ackertia*, *A. marmotae* Webster, 1967 et *A. globulosa* Muller et Nelson, 1975, parasites respectivement d'une marmotte du Canada et d'un Muridé africain, sont d'un type très différent : extrémité céphalique limitée par un cou, avec quatre papilles céphaliques non atrophiées et situées très postérieurement par rapport aux papilles labiales externes, cavité buccale très ouverte vers l'avant, papilles cloacales bien développées et d'un type primitif. Cet ensemble de caractères oppose ces deux espèces aux vrais *Ackertia* et nous proposons de reprendre le genre *Monanema* Anteson, 1968, pour les y placer. Nous reviendrons sur ce deuxième genre en traitant des formes éthiopiennes.

e) CHEZ LES PLATYRHINIENS, deux groupes bien distincts sont représentés.

— Le genre *Dipetalonema sensu stricto* est une hyperévolution simple à partir du type primitif par allongement des spicules, augmentation du rapport spiculaire et étirement de la tête dans l'axe latéral.

— Le genre *Tetrapetalonema* (= *Parlitomosa* Nagaty, 1935, cf. Esslinger et Gardiner, 1974) a subi une évolution beaucoup plus profonde et a une origine distincte plus ancienne, vraisemblablement antérieure à la rupture des liaisons continentales, puisque la forme la plus primitive se retrouve chez un *Tupaia* de Malaisie. Le genre est caractérisé avant tout par une atrophie profonde de l'œsophage et de la capsule buccale. Ce qui est bien caractéristique de l'évolution chez les Platyrhiniens est un étirement de la tête suivant l'axe médian, et non suivant l'axe latéral comme chez la plupart des autres *Dipetalonema*.

Le genre a gagné par la suite le continent néarctique et s'est adapté à quelques autres Mammifères : Carnivores (*Procyon*), Sciuridés.

B) Région éthiopienne et continent arctique.

a) LE GROUPE LE PLUS PRIMITIF, PARASITE D'INSECTIVORES, DE CARNIVORES, DE PINNIPÈDES ET PARFOIS MÊME DE QUELQUES HÔTES DE CAPTURE (RONGEURS), ressemble aux *Molinema* parasites de Caviomorphes américains, mais s'en distingue par l'œsophage mieux divisé et par le spicule droit plus simple (lame en forme de cuiller). Les espèces sont nombreuses et ont colonisé toute la région holarctique. Il est remarquable de constater que les deux espèces parasites de Pinnipèdes ont une morphologie à peine modifiée. L'ensemble de ce

groupe peut être rassemblée sous le taxon d'*Acanthocheilonema*, que nous préférons considérer comme sous-genre.

b) CHEZ LES PHOLIDOTES, nous connaissons une espèce, *Chenofilaria filaria* Kou, 1958 (= *Dipetalonema fausti* Esslinger, 1966) (1), qui se sépare des *Acanthocheilonema* par une capsule buccale plus petite et une pointe caudale incisée chez la femelle. Nous pensons donc pouvoir conserver, au moins à titre de sous-genre, *Chenofilaria* Kou, 1958.

Le sous-groupe A1 de Spratt et Varughèse, parasite de Marsupiaux australiens primitifs et de quelques Muridés, s'en distingue, car l'œsophage n'est pas divisé, mais s'en rapproche par l'ensemble de la morphologie.

Nous supposons donc que ce petit groupe est passé, grâce aux Muridés, de la région orientale à la région australienne, et a pu s'établir chez les Marsupiaux primitifs qui avaient échappé à la colonisation par le genre *Breinlia*; nous proposons de placer les deux espèces du sous-groupe A1 de Spratt dans le même sous-genre: *Dipetalonema* (*Chenofilaria*).

c) CHEZ LES RONGEURS, nous avons vu plus haut que le genre *Monanema* mérite d'être séparé du genre *Ackertia*; il constitue, avec deux espèces seulement, l'une en Afrique, l'autre ayant gagné l'Amérique du Nord, un petit ensemble qui conserve beaucoup d'éléments primitifs (papilles caudales nombreuses, cavité buccale grande).

d) CHEZ UN INSECTIVORE ASIATIQUE ET CHEZ UN PRIMATE DE LA MÊME RÉGION, deux espèces bien particulières sont connues (*D. sunci* Sandground, 1933 et *D. digitata* (Chandler, 1929)). Elles sont caractérisées, d'une part, par l'atrophie de l'œsophage et de la capsule buccale, d'autre part, par une atrophie des papilles précloacales, alors que les postcloacales sont disposées tout le long de la queue.

Ces caractères sont originaux dans la lignée *Dipetalonema* et nous pensons qu'il est utile d'isoler ces deux espèces dans un sous-genre particulier: *Tetrapetalonema* (*Sandnema*) n. subgen. avec *T. (S.) digitata* (Chandler, 1929) n. comb. comme espèce type.

L'origine de ce groupe est plus difficile à préciser, car l'atrophie œsophagienne le sépare nettement des *Acanthocheilonema*. Nous reviendrons sur ce point en traitant des parasites de Primates africains.

e) CHEZ LES ONGULÉS EN AFRIQUE, 5 espèces de *Dipetalonema* ont été signalées: 2 chez l'Éléphant, une chez l'Hippopotame, une chez l'Okapi et une chez les Bovidés. Seules les deux dernières espèces sont bien connues, mais il semble cependant que l'ensemble soit relativement homogène. L'œsophage, non divisé, est assez grêle, mais les papilles caudales (chez les espèces où elles sont décrites) ne sont pas atrophiées. Nous pensons donc qu'il y a lieu d'en faire un petit groupe; le taxon disponible, *Loxodontofilaria* Berghe et Gillain, 1939, concerne malheureusement une espèce à peine connue; nous l'utiliserons au moins à titre provisoire, en tant que sous-genre de *Dipetalonema*, en supposant que le parasite de l'Éléphant est peu différent de celui des Artiodactyles.

f) CHEZ LES SINGES ANTHROPOÏDES ET CHEZ L'HOMME, cinq espèces sont connues. Aucune forme, au contraire, n'est décrite chez les Catarhiniens, ce qui laisse supposer que l'expansion de cette petite lignée s'est effectuée récemment. Ces cinq espèces ressemblent beaucoup aux *Tetrapetalonema* parasites de Platyrrhiniens, mais ont une tendance évolutive distincte, car la tête tend à s'allonger suivant l'axe latéral et non suivant l'axe médian. Nous proposons donc de les rassembler sous le nom de *Tetrapetalonema* (*Esslingeria*) n. subgen. avec *T. (E.) perstans* (Manson, 1890) comme espèce type.

(1) Voir Esslinger, *J. Parasit.*, sous presse.

En dehors des *Dipetalonema* (*Dipetalonema*) de Platyrrhiniens, les Tupaiidés et les Primates sont donc parasités par trois groupes différents : *Tetrapetalonema* en Amérique du Sud, qui existe aussi chez les *Tupaia* malais, *Esslingeria* en Afrique et *Sandnema* en Extrême-Orient.

Ces trois groupes s'opposent aux autres *Dipetalonema* par une atrophie marquée de l'œsophage et de la capsule buccale, et nous avons préféré les rassembler dans un genre, *Tetrapetalonema*, dont l'individualité a été réaffirmée récemment par Dunn et Lambrecht, 1963, puis par Mullin et Orihel, 1972, et envisagée par d'autres auteurs (Esslinger, 1974).

Ceci est actuellement la solution la plus simple ; il faut admettre cependant que le monophylétisme des *Tetrapetalonema* n'est pas une certitude ; l'atrophie de l'œsophage est un phénomène normal dans l'adaptation des Spirurides à la vie tissulaire et peut donc être une simple convergence. Il paraît plus facile d'admettre que les *Esslingeria*, qui sont d'évolution récente, dérivent des *Loxodontofilaria*, plutôt que d'un parasite de Primate primitif ; de même, une lignée *weissi-sunci-digitata* paraît très vraisemblable. C'est seulement la liaison entre un *Tetrapetalonema* du *Tupaia* et ceux des Primates américains qui est satisfaisante

FIG. 1. — Hypothèses sur l'évolution de la lignée *Dipetalonema*. Au paléocène, les trois grands continents austraux sont séparés, et une évolution parallèle s'effectue dans chacun d'eux, à partir des parasites des Mammifères les plus anciens : *Breinlia* chez les Marsupiaux australiens, *Skrjabino-filaria* chez les Marsupiaux américains, *Acanthocheilonema* chez les Insectivores et Carnivores en Afrique. Les autres Mammifères sont colonisés ultérieurement, au fur et à mesure de leur période d'explosion. La région holarctique est contaminée essentiellement à partir de l'Afrique.

d'un point de vue morphologique et qui est compatible avec ce que nous connaissons sur la répartition d'autres Spirurida (*Trichospirura* Smith et Chitwood, 1967, voir Chabaud, 1975).

Nous indiquerons sur le schéma les relations phylétiques qui nous paraissent les plus vraisemblables, mais, celles-ci étant bien entendu hypothétiques, nous n'en tiendrons pas compte dans la taxonomie et grouperons l'ensemble qui vient d'être envisagé dans le genre *Tetrapetalonema*.

C) Région australienne.

L'évolution de la lignée dans la région australienne est plus simple puisqu'elle se borne à l'explosion du genre *Breinlia* Yorke et Maplestone, 1926, chez les Marsupiaux.

Les nombreuses espèces, qui correspondent au groupe B de Spratt et Varughèse, diffèrent nettement des autres *Dipetalonema* par une *area rugosa* généralement ponctuée et non en bandes bacillaires, la présence de papilles labiales externes latérales, et la forte cuticularisation des spicules ; les pétales caudaux sont à peine perceptibles.

Le genre *Johnstonema* Yeh, 1957, que nous considérons ici comme un sous-genre, en reste très proche et ne s'en distingue que par le raccourcissement du spicule gauche et l'œsophage sans différenciation musculo-glandulaire chez la femelle.

Le genre *Breinlia* a atteint la région indo-malaise où il existe chez le Nycticèbe et chez certains Muridés.

Nous avons vu plus haut que nous préférons rattacher le groupe A₂ de Spratt au nouveau genre *Sprattia*, qui a des affinités avec les *Litomosa*.

En accord avec R. C. Anderson (communication personnelle), nous pensons que le groupe *Litomosa* fait en réalité partie de ce qui est désigné ici sous le vocable de « lignée *Dipetalonema* » ; la capsule buccale, très primitive et comparable seulement à celle de *Skrjabinothylax*, s'oppose au fait que l'œsophage n'est pas divisé et que les papilles cloacales sont atrophiées ; on peut donc considérer le genre *Litosoma* comme faisant partie de la lignée africaine et du continent holarctique, alors que les *Litosomoides* (cf. Esslinger, 1973) subissent une évolution parallèle dans le continent néotropical.

IV. - Clé des genres et sous-genres

La clé que nous proposons ne correspond pas exactement au schéma évolutif qui est indiqué précédemment ; en effet, il est plus commode d'avoir une classification horizontale (rassemblant toutes les formes à œsophage atrophié dans le genre *Tetrapetalonema*) qu'une classification verticale, qui traduirait une phylogénie qui n'est qu'hypothétique.

Par ailleurs, l'ancien genre *Dipetalonema* se trouvant pulvérisé en de nombreux fragments (dont l'un concerne la désignation d'un parasite humain), nous préférons, sans que cela ait une signification théorique bien précise, traiter les nouveaux taxa supraspécifiques comme des sous-genres plutôt que comme des genres. Cela permet de ne pas compliquer la consultation des index où les espèces figurent sous leur désignation générique.

FIG. 2. — En haut, à gauche : *Breinlia (Breinlia) trichosuri*, d'après Spratt et Varughèse ; à droite : *Breinlia (Johnstonema) andersoni*, d'après Spratt et Varughèse ; en bas, à gauche : *Skrjabinothelaria skrjabini*, d'après Bain et Durette-Desset.

- 1-(4) Spicules de même longueur ou inégaux. Dans ce deuxième cas, lame du spicule gauche différenciée en une longue zone membraneuse (lamina de Spratt et Varughèse) et une pointe distale bien cuticularisée (filament de Spratt et Varughèse). Spicule droit avec une pointe spatulée et munie d'un talon. *Area rugosa* généralement présente, constituée de très petites rugosités irrégulièrement dispersées (sauf *dendrolagi*). Papilles labiales externes latérales souvent présentes.

— Capsule buccale avec anneau précœsophagien bien développé. Plateau céphalique à grand axe latéral. Œsophage divisé au moins chez le mâle. Extrémité caudale arrondie, lisse ou avec pétales subterminaux très réduits. Papilles caudales avec souvent une paire en tandem sur la partie moyenne de la queue. Microfilaires sans gaine.

..... *Breinlia* Yorke et Maplestone, 1926.

- 2-(3) Spicules inégaux. Œsophage divisé dans les deux sexes. Papilles labiales externes en carré ou étirées latéralement. Capsule buccale bien cuticularisée. Gubernaculum présent.

— Parasites de Marsupiaux Phalangeridae et Macropodidae, de Lémuriens et de Rongeurs indo-malais.

..... *Breinlia* (*Breinlia*): *B. (B.) trichosuri* (Breinl, 1913), espèce type. *B. (B.) robertsi* (Johnston et Mawson, 1938 b). *B. (B.) dendrolagi* Solomon, 1933. *B. (B.) pseudocheiri* (Spratt et Varughèse, 1975). *B. (B.) thylogali* (Mackerras, 1954). *B. (B.) mundayi* (Spratt et Varughèse, 1975). *B. (B.) boltoni* (Spratt et Varughèse, 1975). *B. (B.) macropi* Wahid, 1962. *B. (B.) spelaea* (Leidy, 1875). *B. (B.) dasyuri* (Johnston et Mawson, 1958 a). *B. (B.) dantonensis* (Spratt et Varughèse, 1975). *B. (B.) rarum* (Johnston et Mawson, 1958 a). *B. (B.) macker-rasae* (Walker et Mc Millan, 1974).

Ces 12 espèces sont décrites ou redécrites dans Spratt et Varughèse, 1975.

B. (B.) sergenti (Mathis et Léger, 1909), redécrit par Petter (1958). *B. (B.) booliati* Singh et Ho, 1973, redécrit par Mak et Lim, 1974.

- 3-(2) Spicules subégaux. Œsophage en général non nettement divisé chez les femelles. Papilles labiales externes étirées médianement. Capsule buccale à parois minces. Gubernaculum absent.

— Parasites de Marsupiaux Phalangeridae et Macropodidae.

..... *Breinlia* (*Johnstonema*) (Yeh, 1957).

B. (J.) annulipapillatum (Johnston et Mawson, 1958 a), espèce type. *B. (J.) andersoni* (Spratt et Varughèse, 1975).

FIG. 3. — En haut : *Skrjabinothylax skrjabini*, d'après Bain et Durette-Desset ; en bas : *Macdonaldius oschei*, d'après Chabaud et Frank.

B. (J.) woerli (Spratt et Varughèse, 1975). *B. (J.)* sp. (Spratt et Varughèse, 1975).

- 4-(1) Spicules inégaux, le gauche n'ayant pas de longue zone intermédiaire membraneuse. Spicule droit à pointe généralement dépourvue de talon. Papilles labiales externes latérales généralement absentes. *Area rugosa* constituée de rugosités bacilliformes disposées en bandes transversales.
- 5-(6) Capsule buccale constituée de 3 segments distincts ; ovéjecteur hypertrophié et vulve saillante.
- Papilles céphaliques disposées en carré ; 2 fortes languettes caudales ; une aile caudale chez le mâle ; spicule droit très simple ; rapport spiculaire : 2,0.
- Parasite de Marsupiaux américains.
- *Skrjabinofilaria* Travassos, 1925. *S. skrjabini* Travassos, 1925, espèce type (redécrit par Freitas, 1964 ; Bain et Durette-Desset, 1973). (= ? *S. philanderi*) (Foster, 1939).
- 6-(5) Capsule buccale constituée de 2 segments, d'un seul segment, ou absente.
- 7-(8) Languettes caudales absentes. Parasites de Reptiles.
- Papilles céphaliques disposées en carré ; œsophage peu ou pas divisé ; rapport spiculaire : 1,6 à 4,1.
- *Macdonaldius* Khanna, 1933 (= *Saurofilaria* Caballero, 1954). *M. seetai* Khanna, 1933, espèce type. *M. carinii* Vaz et Pereira, 1935. *M. grassii* (Caballero, 1954). *M. oschei* Chabaud et Frank, 1961 a. *M. andersoni* Chabaud et Frank, 1961 b.
- 8-(7) Languettes caudales généralement présentes. Parasites de Mammifères.
- 9-(30) Corps de largeur normale ($> 50 \mu$) ; queue du mâle non terminée par un grand appendice conique transparent.
- 10-(24) Papilles précloacales situées sur deux files latéro-ventrales.
- 11-(23) Région antérieure non pourvue d'un cou ; papilles céphaliques, lorsqu'elles sont disposées en carré, pas très postérieures aux papilles labiales externes.
- 12-(25) Œsophage normalement développé. Anneau préœsophagien presque toujours présent. Extrémité caudale avec généralement 2 pétales bien développés. 4 paires de papilles précloacales alignées.
- *Dipetalonema* Diesing, 1861.

FIG. 4. — A gauche : *Dipetalonema (Orihelia) anticlava*, d'après Lent et Freitas ; à droite : *Dipetalonema (Acanthocheilonema) dracunculoides*, d'après Rioche.

- 13-(14) Papilles caudales comportant quelques très grosses papilles asymétriques.
- Plateau céphalique à grand axe latéral. Capsule grande, bien cuticularisée. Œsophage divisé, sans brusque changement de diamètre. Extrémité caudale arrondie avec 2 grands pétales. Rapport spiculaire : 3,2. Gubernaculum présent. Microfilaires avec une gaine. Parasites de Dasypodidés.
 Dipetalonema (*Orihelia*) n. subgen., espèce type unique.
D. (O.) anticlava (Molin, 1858).
 redécrit par Mazza et Anderson (1925), Lent et Freitas (1942) et Masi Pallares (1970).
- 14-(13) Papilles caudales régulières pas très fortement asymétriques.
- 15-(22) Gubernaculum absent. Spicules non filiformes ni très inégaux. Rapport : 1,3 à 3,5.
- 16-(21) Pointe caudale de la femelle non incisée.
- 17-(20) Œsophage divisé, robuste.
- 18-(19) Lamina du spicule droit en forme de cuiller simple. Œsophage glandulaire beaucoup plus large que l'œsophage musculaire. Tête en vue latérale plate ou convexe.
- Rapport spiculaire de 2,1 à 2,9. Lamina du spicule gauche généralement plus longue que le manche. Microfilaires sans gaine. Parasites d'Insectivores, de Carnivores, de Pinnipèdes, plus rarement de Rongeurs
 Dipetalonema (*Acanthocheilonema*) (Cobbold, 1870). *D. (A.) dracunculoides* (Cobbold, 1870), espèce type, redécrit par Rioche, 1960. *D. (A.) reconditum* (Grassi, 1889), décrit par Grassi et Calandruccio, 1890, redécrit par Nelson, 1962. *D. (A.) mansonbahri* Nelson, 1961. *D. (A.) setariosa* (Monnig, 1927). *D. (A.) pachycephalum* (Ortlepp, 1961). *D. (A.) procyonis* Price, 1955. *D. (A.) mephitis* (Webster et Beauregard, 1964). *D. (A.) grassii* Noé, 1907. *D. (A.) weissii* (Seurat, 1914). *D. (A.) viteae* (Krepkogorskaya, 1953) redécrit par Chabaud, 1952, sous le nom de *D. blanci*. *D. (A.) odendhali* Perry, 1967. *D. (A.) spirocauda* (Leidy, 1858) redécrit par Anderson, 1959.
- 19-(18) Lamina du spicule droit en forme de cornet complexe. Œsophage glandulaire de même largeur ou un peu plus large que l'œsophage musculaire. Tête en vue latérale plate ou concave.
- Rapport spiculaire de 1,3 à 2,4. Lamina du spicule gauche généralement pas plus longue que le manche. Microfilaires sans gaine. Parasites de Caviomorphes et de Castors

FIG. 5. — En haut : *Dipetalonema (Acanthocheilonema) dracunculoides*, original ; en bas : *Dipetalonema (Molinema) dessetae*, d'après Bain, et *D. (M.) diacantha*, d'après Anderson (tête, à droite).

- *Dipetalonema* (*Molinema*) (Freitas et Lent, 1939). *D. (M.) diacantha* (Freitas et Lent, 1939), espèce type, redécrit par Anderson, 1955, Freitas, 1964. *D. (M.) dessetae* Bain, 1973. *D. (M.) arbuta* Highby, 1943. *D. (M.) travassosi* Artigas et Pacheco, 1933. *D. (M.) sprengi* Anderson, 1953. *D. (M.) bifida* (Molin, 1858), redécrit par Anderson, 1955, Freitas, 1964, *D. (M.) raposoensis* Esslinger, 1974. *D. (M.) proechimys* Esslinger, 1974.

20-(17) Œsophage non divisé, assez grêle.

- En plus du groupe péricloacal, 2 ou 3 paires de papilles sur la région moyenne de la queue. Parasites d'Ongulés africains
 Dipetalonema (*Loxodontofilaria*) (Berghe et Gillain, 1939).
D. (L.) loxodontis (Berghe et Gillain, 1939), espèce type.
D. (L.) gossi (Baylis, 1923). *D. (L.) hippopotami* (Leiper, 1910). *D. (L.) okapiae* Fain, 1948. *D. (L.) ruandae* Fain et Hérin, 1955.

21-(16) Pointe caudale de la femelle incisée.

- Tête à grand axe latéral peu marqué. Œsophage divisé (chez les Pholidotes) ou non divisé (chez les Marsupiaux). Capsule buccale ronde, très petite. Rapport spiculaire : 2,7-3,4. Microfilaires sans gaine
 Dipetalonema (*Chenofilaria*) (Kou, 1958). *D. (Chenofilaria) filaria* (Kou, 1958), espèce type (= *D. fausti* Esslinger, 1966). *D. (Ch.) johnstoni* (Spratt et Varughèse, 1975). *D. (Ch.) pearsoni* (Spratt et Varughèse, 1975).

22-(15) Gubernaculum présent. Spicules filiformes très inégaux. Rapport spiculaire : 3,8 à 4,8.

- Tête à grand axe latéral bien marqué. Œsophage divisé. Microfilaires à gaine. Parasites de Primates américains
Dipetalonema (*Dipetalonema*) Diesing, 1861. *D. (D.) caudispina* (Molin, 1858), espèce type, redécrit par Freitas, 1943 et 1964. *D. (D.) gracile* (Rudolphi, 1809), redécrit par Freitas, 1964. *D. (D.) graciliformis* Freitas, 1964.

23-(11) Région antérieure pourvue d'un cou ; papilles céphaliques en carré très postérieures aux papilles labiales externes.

- Cavité buccale largement ouverte vers l'avant ; œsophage non divisé ; extrémité caudale du mâle sans languettes ; papilles postcloacales étagées le long de la queue ; rapport spiculaire : 2,7 à 6,7. Microfilaires à gaine. Parasites de Rongeurs non Caviomorphes
 Monanema Anteson, 1968. *M. marmottae* (Webster, 1967), espèce type. *M. globulosa* (Muller et Nelson, 1975) n. comb.

FIG. 6. — *Dipetalonema (Loxodontofilaria) ruandae*, d'après Fain et Herin.

FIG. 7. — En haut : *Dipetalonema (Chenofilaria) filaria*, d'après Kou ; en bas, à droite : *Dipetalonema (Dipetalonema) gracile*, d'après Anderson.

FIG. 8. — En haut, à gauche : *Dipetalonema (Dipetalonema) gracile*, d'après Freitas ; en bas : *Monanema marmottae*, d'après Webster.

24-(10) Papilles précloacales groupées sur une file médiane.

- Papilles céphaliques atrophiées ; œsophage à peine divisé ; languettes caudales absentes chez la femelle ; papilles postcloacales très réduites ; rapport spiculaire : 4,1 à 7,5. Parasites de Rongeurs Caviomorphes
 Ackertia Vaz, 1934. *A. burgosi* (de la Barrera, 1926), espèce type, redécrit par Vaz, 1934. *A. finlayi* (Mazza et Fiora, 1932) (= *A. dorsti* Bain et Hocquet, 1968 ; = *Dipetalonema finlayi*, redécrit par Buckley, 1973).

25-(12) Œsophage atrophié. Anneau préœsophagien absent. Extrémité caudale de la femelle avec généralement 4 pétales. Papilles précloacales confondues avec le cercle des papilles péricloacales
 Tetrapetalonema Faust, 1935.

26-(27) Tête arrondie, non renflée en hémisphère, avec papilles disposées en carré. En plus des papilles juxtaclacales, 2-3 paires de papilles étagées sur la partie moyenne de la queue.

- Rapport spiculaire : 2,3-2,6. Microfilaires sans gaine. Parasites d'Insectivores et de Primates asiatiques
 Tetrapetalonema (*Sandnema*) n. sub. gen. *T. (S.) digitata* (Chandler, 1929), espèce type, revu par Sandground, 1938 b. *T. (S.) sunci* Sandground, 1933.

27-(26) Tête avec grand axe céphalique médian ou latéral, ou tête arrondie renflée en hémisphère. Pas de paires de papilles étagées sur la partie moyenne de la queue.

28-(29) Tête avec grand axe céphalique médian ou tête carrée renflée en hémisphère

- Rapport spiculaire : 2,8 à 10,8. Parasites de Tupaiidae et de Platyrrhiniens (+ Rongeurs et Carnivores américains)
 Tetrapetalonema (*Tetrapetalonema*) Faust, 1935 (= *Parlitomosa* Nagaty, 1935, d'après Esslinger et Gardiner, 1974. *T. (T.) marmosetae* Faust, 1935, espèce type. *T. (T.) tamari-nae* Dunn et Lambrecht, 1963. *T. (T.) atelensis* Mc Coy, 1936, revu par Sandground, 1938 b. *T. (T.) obtusa* (Mc Coy, 1936) adultes décrits par Esslinger, 1966. *T. (T.) parvum* Mc Coy, 1936. *T. (T.) barbascalesis* (Esslinger et Gardiner, 1974). *T. (T.) nicollei* (?) (Mazza, 1930). *T. (T.) zakii* (Nagaty, 1935) Sandground, 1938. *T. (T.) dunni* Mullin et Orihel, 1972. *T. (T.) llewellyni* (Price, 1962). *T. (T.) intersticium* (Price, 1962).

29-(28) Tête avec grand axe céphalique latéral, non rétrécie en un hémisphère saillant.

- Rapport spiculaire : 2,3 à 4,7. Parasites d'Anthropoïdes africains et de l'homme

FIG. 9. — En haut, à gauche : *Ackertia finlayi*, d'après Bain et Hocquet ; à droite : *Tetrapetalonema* (*Sandnema*) *digitata*, d'après Sandground.

FIG. 10. — *Tetrapetalonema (Tetrapetalonema) dunni*, d'après Mullin et Orihel (sauf tête, original).

FIG. 11. — A gauche : *Tetrapetalonema* (*Tetrapetalonema*) *barbascalensis*, d'après Esslinger et Gardiner, sauf vue apicale : *T. (T.) parvum*, d'après Mac Coy ; à droite : *Tetrapetalonema* (*Esslingeria*) *perstans*, d'après Chabaud.

..... *Tetrapetalonema* (Esslingeria) n. sub. gen. *T. (E.) perstans* (Manson, 1891), espèce type, redécrit par Chabaud, 1952. *T. (E.) streptocerca* (Macfie et Corson, 1922) adultes, décrits par Peel et Chardome, 1946 et 1947. *T. (E.) vanhoofi* (Peel et Chardome, 1946), redécrit par Chabaud et Rousselot, 1956. *T. (E.) rodhaini* (Peel et Chardome, 1947). *T. (E.) leopoldi* (Berghe, Chardome et Peel, 1964).

30-(9) Corps très mince (large de 50 μ). Queue du mâle terminée par un grand appendice conique transparent.

FIG. 12. — *Filarissima lainsoni*, d'après Chabaud.

— Capsule buccale absente. Œsophage atrophié. Extrémité caudale sans languettes. Rapport spiculaire: 2,6. Microfilaires sans gaine. Parasites de Rongeurs Caviomorphes
..... *Filarissima* Chabaud, 1974. *F. lainsoni* Chabaud, 1974, espèce type.

REMERCIEMENTS

Nous remercions très vivement nos collègues R. C. Anderson, J. H. Esslinger et D. M. Spratt, qui ont bien voulu relire le manuscrit et qui nous ont apporté de nombreuses suggestions importantes.

Bibliographie

- ANDERSON (R. C.), 1953. — *Dipetalonema sprengi* n. sp. from *Castor canadensis* Kuhl. *Parasit.*, 43, 215-221.
- ANDERSON (R. C.), 1955. — Note on the Morphology and Systematic Status of the Genus *Molinema* Freitas et Lent, 1939 (Nematoda: Filarioidea). *Proc. Helm. Soc. Washington*, 22, 69-70.
- ANDERSON (R. C.), 1959. — The taxonomy of *Dipetalonema spirocauda* (Leidy, 1858) n. comb., (= *Skrjabinaria spirocauda*) and *Dirofilaria roemeri* (Linstow, 1905) n. comb. (= *Dipetalonema roemeri*). *Can. J. Zool.*, 37, 481-493.
- ANDERSON (R. C.), 1967. — The comparative morphology of cephalic structures in the superfamily Filarioidea (Nematoda). *Can. J. Zool.*, 46, 181-199.
- ANTESON (R. K.), 1968. — Biological studies of *Monanema marmotae* (Webster, 1967) a filarioid parasite of the woodchuck *Marmota monax canadensis*. Ph. D. thesis. University of Connecticut (ouvrage non consulté).
- ARTIGAS (P. de T.) et PACHECO (G.), 1933. — A new species of *Filaria* from *Myocastor coipus*, *Dipetalonema travassosi* n. sp. *Rev. Biol. e Hyg. S. Paulo*, 4, 23-27.
- BAIN (O.), 1967. — Diversité et étroite spécificité parasitaire des Filaires de Chauve-souris confondues sous le nom de *Litosoma filaria* (Van Beneden, 1872). *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.*, 6, 1966, 928-939.
- BAIN (O.), 1973. — Une nouvelle Filaire de Rongeur sud-américain *Dipetalonema dessetae* n. sp. (Nematoda, Filarioidea). *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat., Zool.*, 3^e sér., n° 116, 90, 309-316.
- BAIN (O.) et DURETTE-DESSET, 1973. — Cycle de *Skrjabinofilaria skrjabini*, Filaire de Marsupial sud-américain; position systématique. *Ann. Parasit. hum. comp.*, 48, 61-79.
- BAIN et HOCQUET (P.), 1968. — *Ackertia dorsti* n. sp. parasite de la Viscache *Lagidium peruanum*. *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.*, 2^e sér., 40, 399-402.
- BAIN (O.) et PROD'HON (J.), 1974. — Homogénéité des Filaires de Batraciens des genres *Waltonella*, *Ochoterenella* et *Madochotera*; création des Waltonellinae, n. sub-fam. *Ann. Parasit. hum. comp.*, 49, 721-739.
- BAIN (O.) et SULAHIAN (A.), 1974. — Trois nouvelles Filaires du genre *Oswaldofilaria* chez des Lézards sud-américains; essai de classification des Oswaldofilariinae. *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat., Zool.*, 3^e sér., n° 232, 156, 827-841.
- BARRERA (J. M. de la), 1926. — *Filaria del cuis*, *Litomosa burgosi* n. sp. *Rev. Inst. Bacteriol. Buenos Aires*, 4, 491-494.

- BAYLIS (H. A.), 1923. — A Filariid from the African Elephant. *Ann. Mag. Nat. Hist.* (Ser. 9), 11, 208-211.
- BAYLIS (H. A.), 1934. — On two filariid parasites of Marsupials from Queensland. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, sér. 10, 13, 539-554.
- VAN DEN BERGHE (L.), CHARDOME (M.) et PEEL (E.), 1964. — The Filarial Parasites of the Eastern Gorilla in the Congo. *J. Helm.*, 38, 349-368.
- VAN DEN BERGHE (L.) et GILLAIN (Gr.), 1939. — Sur un genre nouveau de Filarioidea chez l'Eléphant au Congo belge. *Rev. Zool. Bot. Afr.*, 32, 388-393.
- BREINL (A.), 1913. — Nematodes observed in North Queensland. *Rep. Aust. Inst. Trop. Med.*, 1911, 39-48.
- BUCKLEY (J. C. C.), 1973. — A redescription of *Dipetalonema finlayi* (Mazza and Fiora, 1932) from a Viscacha, *Lagidium peruanum*, of Peru. *Ann. Parasit. hum. comp.*, 48, 335-341.
- CABALLERO y C. (E.), 1947. — Algunas Filarias de Mamíferos y de Reptiles de las Repúblicas de Colombia y Panama. *An. Inst. Biol. Mex.*, 18, 169-188.
- CABALLERO y C. (E.), 1954. — Nematodos de los Reptiles de Mexico. XI. Nuevo género y nueva especie de Filaria de Iguanidos. *Riv. Parassit.*, 15, 305-313.
- CHABAUD (A. G.), 1952. — Le genre *Dipetalonema* Diesing, 1861 ; essai de classification. *Ann. Parasit. hum. comp.*, 27, 250-285.
- CHABAUD (A. G.), 1974. — Filaire hyperévoluée, parasite de la paroi intestinale d'un Coendou. *Ann. Parasit. hum. comp.*, 49, 451-455.
- CHABAUD (A.-G.) et FRANK (W.), 1961 a. — Nouvelle Filaire parasite des artères de Pythons : *Macdonaldius oschei* n. sp. (Nématodes, Onchocercidae). *Z. f. Parasitenk.*, 20, 434-439.
- CHABAUD (A.-G.) et FRANK (W.), 1961 b. — Nouvelle Filaire parasite des artères de l'*Heloderma suspectum* Cope : *Macdonaldius andersoni* n. sp. (Nématodes). *Ann. Parasit. hum. comp.*, 36, 127-133.
- CHABAUD (A.-G.) et KRISHNASAMY (M.), 1975. — Nouveaux Nématodes du genre *Trichospirura* Smith et Chitwood, 1967, en Malaisie. *Ann. Parasit. hum. comp.*, 50, 813-820.
- CHABAUD (A.-G.) et ROUSSELOT (R.), 1956. — Sur quelques Filaires d'Afrique équatoriale. *Ann. Parasit. hum. comp.*, 31, 53-98.
- CHANDLER (A. C.), 1929. — Some new genera and species of nematode worms, Filarioidea from animals dying in the Calcutta Zoological Garden. *Proc. U.S. Nat. Mus.*, 75, Art. 6, 1-10.
- COBBOLD (T. S.), 1870. — Description of a new generic type of entozoon from the aard wolf (*Proteles*) ; with remarks on its affinities, especially in reference to the question of parthenogenesis. *Proc. Zool. Soc.*, London, 9-14.
- DIESING (K. M.), 1861. — Revision der Nematoden. *Sitzungsb. Akad. Wiss. Math. Naturw. Cl.*, 42, 595-736.
- DUNN (F. L.) and LAMBRECHT (F. L.), 1963. — On some Filarial Parasites of South American Primates, with a Description of *Tetrapetalonema tamarinae* n. sp. from the Peruvian Tamarin Marmoset, *Tamarinus nigricollis* (Spix, 1823). *J. Helm.*, 37, 261-286.
- DURETTE-DESSET (M.-C.), 1971. — Essai de classification des Nématodes Héligmosomes. Corrélations avec la paléobiogéographie des hôtes. *Mém. Mus. Nat. Hist. Nat., Zool.*, n. sér., sér. A, 59, 126 p.

- ESSLINGER (J. H.), 1966 a. — *Dipetalonema obtusa* (Mc Coy, 1936) comb. n. (Filarioidea : Onchocercidae) in Colombian Primates, with a description of the adult. *J. Parasit.*, 52, 498-502.
- ESSLINGER (J. H.), 1966 b. — *Dipetalonema fausti* sp. n. (Filarioidea : Onchocercidae), a filarial parasite of the scaly anteater, *Manis pentadactyla* L. (Pholidota), from China. *J. Parasit.*, 52, 494-497.
- ESSLINGER (J. H.), 1973. — The genus *Litosomoides* Chandler, 1931 (Filarioidea : Onchocercidae) in Colombian Bats and Rats. *J. Parasit.*, 59, 225-246.
- ESSLINGER (J. H.), 1974. — Two new species of *Dipetalonema* (Nematoda : Filarioidea) from neotropical Echimyid Rodents. *J. Parasit.*, 60, 473-479.
- ESSLINGER (J. H.) et GARDINER (C. H.), 1974. — *Dipetalonema barbascalensis* sp. n. (Nematoda : Filarioidea) from the owl Monkey, *Aotus trivirgatus*, with a consideration of the status of *Parlitomosa zakii* Nagaty, 1935. *J. Parasit.*, 60, 1001-1005.
- FAIN (A.), 1948. — Vers nouveaux de l'Okapi. *Rev. Zool. Bot. Afr.*, 41, 222-230.
- FAIN (A.) et HERIN (V.), 1955. — Filarioses des Bovidés au Ruanda-Urundi. III. Etude parasitologique. A. Note sur *Paraefilaria bovicola* Tubanguï, et description de deux filaires nouvelles. *Ann. Soc. Belg. Med. Trop.*, 35, 535-554.
- FAUST (E. C.), 1935. — Notes on Helminths from Panama. III. Filarial infection in the Marmosets, *Leontocebus geoffroyi* (Pucheran) and *Saimiri orstedii orstedii* (Reinhardt) in Panama. *Trans. Roy. Soc. Trop. Med. Hyg.*, 28, 627-634.
- FOSTER (A. O.), 1939. — Some Helminths of the Woolly Opossum in Panama. *Trans. Amer. Micr. Soc.*, 58, 185-198.
- FREITAS (J. F.), TEIXEIRA de, 1943. — Estudos sobre Nematodeos filarídeos *Dipetalonema caudispina* (Molin, 1958). *Mem. Inst. O. Cruz*, 38, 361-372.
- FREITAS (J. F.), 1964. — Achegas helmintológicas. *R. Ci. biol. Belém*, 2, 3-40.
- FREITAS (J. F.) et LENT (H.), 1939. — Novo genero de helmintos parasitos de roedores (Nematoda : Filarioidea). *Bol. Biologica*, 4, 14-18.
- GRASSI (G. B.) et CALANDRUCCIO (S.), 1890. — « Ueber Haematozoon Lewis : Entwicklungscyklus einer Filaria (*Filaria recondita* Grassi) des Hundes. » *Zbl. Bakt.*, 7, 18-26.
- HIGHBY (P. R.), 1943. — *Dipetalonema arbuda* n. sp. (Nematoda) from the Porcupine, *Erethizon dorsatum* (L.). *J. Parasit.*, 29, 239-242.
- JOHNSTON (T. H.) et MAWSON (P. M.), 1938 a. — An account of some filarial parasites of Australian Marsupials. *Trans. R. Soc. Aust.*, 62, 107-121.
- JOHNSTON (T. H.) et MAWSON (P. M.), 1938 b. — Some Nematodes from Australian Marsupials. *Rec. South Aust. Mus.*, 6, 187-198.
- KHANNA (R. K.), 1933. — A new Filarial Worm from a North American Snake. *J. Helm.*, 11, 105-108.
- KOU (C.), 1958. — Studies on parasitic Nematodes of Mammals from Canton. I. Some new species from *Paradoxurus minor axitus* Schwarzj, *Paguma larvata larvata* (Hamilton Smith) and *Manis pendactyla aurita* Hogson. *Acta zool. sinica*, 10, 60-67 (en chinois), 68-72 (en anglais).
- LEIDY (J.), 1875. — On some parasitic worms. *Proc. Acad. Nat. Sci. Phila.*, 27, 17-18.
- LEIPER (R. T.), 1910. — The Entozoa of the hippopotamus. *Proc. Zool. Soc.*, London, 223-251.

- LENT (H.) et FREITAS (J. F.), TEIXEIRA de, 1942. — Sobre *Dipetalonema spiralis* (Molin, 1860) (Nematoda, Filarioidea). *Mem. Inst. O. Cruz*, 37, 393-389.
- LENT (H.) et FREITAS (J. F.), 1942. — Contribuição ao conhecimento dos Filarídeos de Dasipodeos. *Rev. Brasil. Biol.*, 2, 275-280.
- MC COY (O. R.), 1936. — Filarial Parasites of the Monkeys of Panama. *Amer. J. Trop. Med.*, 16, 383-403.
- MACKERRAS (M. J.), 1954. — Two new species of *Dipetalonema* (Nematoda, Filarioidea) from Australian Marsupials. *Proc. R. Soc. Queensl.*, 64, 51-57.
- MAK JOON-WAH et LIM BOO-LIAT, 1974. — New hosts of *Brelinia booliati* in wild rats from Sarawak with further observations on its morphology. *The Southeast Asian J. Trop. Med. Pub. Health*, 5, 22-28.
- MASI PALLARES (R.), 1970. — Contribucion a Filarídeos Observados en el Paraguay, la *Dipetalonema anticlava* (Molin, 1858). *Rev. Parag. Microb.*, 5, 27-34.
- MATHIS (C.) et LÉGER (M.), 1909. — Filaire à embryons sanguicoles d'un Lémurien (*Nycticebus tardigradus*, singe dormeur). *C.R. Soc. Biol.*, 67, 179.
- MAZZA (S.) 1930. — Doble parasitismo por filarias en monos *Cebus* del Norte. *Quinta reunión Soc. Argent. Pat. Reg. Norte*, Jujuy, 7-10 oct. 1929, 1140-1145.
- MAZZA (S.) et ANDERSON (C.), 1925. — Filarídeos en el peritoneo (*Acanthocheilonema tatusi* n. sp.) y microfilarias en la sangre de la « mulita » (*Tatus hybridus*). *Prensa Med. Argent.*, 12, 761-765.
- MAZZA (S.) et FIORA (A.), 1932. — Filarídeo n. sp. del vizcachon de la sierra (*Lagidium tucumanus* Thos) de la provincia de Jujuy. *Sept. reunion Soc. Argent. Pat. Reg. Norte* 1040-1041.
- MOLIN (R.), 1858. — Versuch einer Monographie der Filarien. *S.B. Kaiserl. Akad. Wiss., math. naturw. Cl.*, 28, 365-461.
- MOLIN (R.), 1860. — Una monografia del genere *Spiroptera*. *Sitzb. Cl. d. k. Akad. Wiss. math. naturw.*, Wien, 38 911-1005.
- MULLER (R. L.) et NELSON (G. S.), 1975. — *Ackertia globulosa* sp. n. (Nematoda : Filarioidea) from Rodents in Kenya. *J. Parasit.*, 61, 606-609.
- MULLIN (S. W.) et ORIHIEL (T. C.), 1972. — *Tetrapetalonema dunni* sp. n. (Nematoda : Filarioidea) from Malaysian tree shrews. *J. Parasit.*, 58, 1047-1051.
- NAGATY (H. F.), 1935. — *Parlitozomus zakii* (Filariinae) a new genus and species and its Microfilaria from *Leontocebus rosalia*. *J. Egypt. Med. Assoc.*, 18, 483-496.
- NAGATY (H. F.), 1946. — *Dipetalonema evansi* (Lewis, 1882) and its microfilaria from *Camelus dromedarius*. *Parasit.*, 38, 86-92.
- NELSON (G. S.), 1961. — On *Dipetalonema manson-bahri* n. sp., from the Spring-hare, *Pedetes surdaster larvalis*, with a note on its development in Fleas. *J. Helm.*, 35, 143-160.
- NELSON (G. S.), 1962. — *Dipetalonema reconditum* (Grassi, 1889) from the Dog with a note on its development in the Flea, *Ctenocephalides felis* and the Louse, *Heterodoxus spiniger*. *J. Helm.*, 36, 297-308.
- NOE (G.), 1907. — La *Filaria grassii*, n. sp. e la *Filaria recondita* Grassi. *R.C. Accad. Lincei*, 16, 806-810.
- ORTLEPP (R. J.), 1961. — On two Rictularias and a Filariid from South African Wild Carnivores. *J. Helm.*, Suppl. Leiper, 131-140.

- PEEL (E.) et CHARDOME (M.), 1946. — Sur des filaridés de Chimpanzés *Pan paniscus* et *Pan satyrus* au Congo belge. *Ann. Soc. Belg. Med. Trop.*, 26, 117-156.
- PEEL (E.) et CHARDOME (M.), 1947. — Note complémentaire sur des filaridés de Chimpanzés. *Ibid.*, 27, 241-250.
- PERRY (M. L.), 1967. — A new species of *Dipetalonema* from the California Sea Lion and a report of Microfilariae from a Steller Sea Lion (Nematoda: Filarioidea). *J. Parasit.*, 53, 1076-1081.
- PETTER (A. J.), 1958. — *Filaria sergenti* Mathis et Léger, 1909, parasite d'un Nycticébe (*Nycticebus tardigradus* Link), appartient au genre *Breinlia* Yorke et Maplestone, 1926. *Bull. Soc. Zool. France*, 83, 423-429.
- PRICE (D. L.), 1955. — *Dipetalonema procyonis* n. sp. from *Procyon lotor lotor* (Linnaeus). *Proc. Helm. Soc. Wash.*, 22, 38-41.
- PRICE (D. L.), 1962. — The parasites of four Eastern Ground Doves. *Ibid.*, 29, 77-82.
- QUENTIN (J.-C.), 1971. — Sur les modalités d'évolution chez quelques lignées d'Helminthes de Rongeurs Muroidea. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Ent. Méd. Parasitol.*, 9, 103-176.
- RIOCHE (M.), 1960. — Présence de *Dipetalonema dracunculoides* (Cobbold, 1870) chez le Chien dans la région d'Alger. *Arch. Inst. Pasteur Algérie*, 38, 386-398.
- SANDGROUND (J. H.), 1933. — Report on the nematode parasites collected by the Kelley-Roosevelts expeditions to Indo-China with descriptions of several new species. Part 1. Parasites of birds. Part 2. Parasites of mammals. *Zeitsch. Parasitenk.*, 5, 542-583.
- SANDGROUND (J. H.), 1938 a. — On Three Species of Filariid Nematodes from Sloths. *Livr. Jub. Prof. Travassos, Rio de Janeiro, Brasil* III, 421-428.
- SANDGROUND (J. H.), 1938 b. — Some parasitic Worms in the helminthological Collection of the Museum of Comparative Zoology. *Bull. Mus. Comp. Zool. (Harvard College)*, 85, 35-61.
- SEURAT (L. G.), 1914. — Sur une Filaire péritonéale du Macroscélide. *C.R. Soc. Biol.*, 77, 524-526.
- SINGH (M.) et HO (B. C.), 1973. — *Breinlia booliati* sp. n. (Filarioidea: Onchocercidae), a Filaria of the Malayan Forest Rat, *Rattus sabanus* (Thos). *J. Helm.*, 47, 127-133.
- SMITH (W. N.) et CHITWOOD (M. B.), 1967. — *Trichospirura leptostoma* gen. et sp. n. (Nematoda: Thelazioidea) from the pancreatic ducts of the white-eared Marmoset *Callithrix jacchus*. *J. Parasit.*, 53, 1270-1272.
- SOLOMON (G. S.), 1933. — A note on a new species of *Breinlia* (Filariidae), from a tree kangaroo. *J. Helm.*, 11, 101-104.
- SONIN (M. D.), 1968. — *Osnovi Nematodologii, XXI, Diplotriaeonoidea*, Acad. Sc. Edit., Moscou.
- SPRATT (D. M.) et VARUGHESE (G.), 1975. — A Taxonomic Revision of Filarioid Nematodes from Australian Marsupials. *Austr. J. Zool., Suppl. Ser.* (n° 35), 1-99.
- TRAVASSOS (L.), 1925. — Filaires brésiliennes. *C.R. Soc. Biol.*, 93, 1255-1258.
- VAZ (Z.), 1934. — *Ackertia* gen. nov. for *Litomosa burgosi* de la Barrera, 1926, with notes on the synonymy and morphological variations of *Litomosoides carini* (Trav., 1919). *Ann. Trop. Med. Par.*, 28, 143-149.

- VAZ (Z.) et PEREIRA (C.), 1934. — The new parasitic worms of *Didelphys aurita*: *Skrjabiofilaria pricei* n. sp. and *Gongylonema marsupialis* n. sp. *J. Wash. Acad. Sc.*, 24, 54-56.
- VAZ (Z.) et PEREIRA (C.), 1935. — Some new Brazilian nematodes. *Tr. Amer. Micr. Soc.*, 54, 36-40.
- WAHID (S.), 1962. — On a new species of *Breinlia* (Nematoda: Filarioidea) from *Macropus brachyurus*. *J. Helm.*, 36, 207-210.
- WALKER (J. C.) et MC MILLAN (B.), 1974. — *Breinlia mackerrasae* n. sp. (Nematoda: Filarioidea) from the paramelid marsupial, *Isodon macrourus*, with a note on *Breinlia* sp. from the « mumut » (Peramelidae). *J. Helm.*, 48, 39-45.
- WEBBER (W. A. F.), 1955. — The filarial parasites of primates: A review, I. *Dirofilaria* and *Dipetalonema*. *Ann. Trop. Med. Par.*, 49, 123-141.
- WEBBER (W. A. F.) et HAWKING (F.), 1955. — The filarial Worms *Dipetalonema digitatum* and *D. gracile* in Monkeys. *Parasit.*, 45, 401-408.
- WEBSTER (W. A.), 1966. — *Ackertia marmotae* n. sp. (Filarioidea: Onchocercinae) from the Groundhog (*Marmota monax*). *Canad. J. Zool.*, 45, 277-283.
- WEBSTER (W. A.) et BEAUREGARD (M.), 1964. — *Dipetalonema mephitis* n. comb. (= *Microfilaria mephitis*: Webster and Beauregard, 1964) from the Skunk, *Mephitis mephitis*. *Canad. J. Zool.*, 43 (1965), 325-332.
- YEH (L. S.), 1957. — On a Filarial Parasite, *Deraiphoronema freitaslenti* n. sp., from the giant anteater, *Myrmecophaga tridactyla* from british Guiana, and a proposed reclassification of *Dipetalonema* and related genera. *Parasit.*, 47, 196-205.
- YORKE (W.) et MAPLESTONE (P. A.), 1926. — The nematode parasites of Vertebrates, 536 p.
-