Essai de classification des Nématodes Trichostrongyloidea

par M.-Cl. DURETTE-DESSET et A.-G. CHABAUD

*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 se fondant sur l'évolution des différents caractères et en particulier sur celle du synlophe, nous proposons de diviser les Trichostrongyloidea en 8 familles: Ollulanidae, Dictyocaulidae, Strongylacanthidae, Amidostomatidae, Molineidae, Heligmosomidae, Heligmonellidae et Trichostrongylidae.

Summary.

Tentative classification of the Nematodes Trichostrongyloidea.

Taking into consideration the evolution of different characters, and mainly the evolutionary pattern of the "synlophe", we propose to divide the Trichostrongyloidea into 8 families: Ollulanidae, Dictyocaulidae, Strongylacanthidae, Amidostomatidae, Molineidae, Heligmosomidae, Heligmonellidae and Trichostrongylidae.

Le nombre d'espèces et de genres de Nématodes Trichostrongyloidea connus s'accroît rapidement, comme le montre la comparaison des différentes monographies: Travassos, 1921, 1937; Skrjabin et Schulz, 1953, 1954. Il faut ajouter à ces études les travaux récents sur la faune australienne qui n'a été étudiée avec précision que depuis peu d'années: Mawson, 1961, 1973, et Inglis, 1968. Le nombre de genres valides dépasse actuellement 200.

Reçu le 28 avril 1977.

L'étude du synopse des Nématodes Trichostrongyloidea, poursuivie depuis environ 10 ans, indique la très grande valeur systématique de ce caractère. Il apparaît, en effet, que le synopse est caractéristique de tel ou tel groupe d'hôtes, ou de telle ou telle région géographique. Nous avons cherché à établir (Durette-Desset, 1971) que la monodelphie, qui était utilisée comme base de classification, avait une valeur relative, alors que le synopse donne des indications très précises.

L'objet du présent travail est de chercher à préciser, à l'aide de ce caractère, les corrélations existant entre l'évolution morphologique et l'évolution des hôtes, puis de fonder sur ces notions un essai de classification.

Le nombre de genres actuellement décrits étant considérable, et une partie seulement des espèces types ayant pu être examinée en coupe transversale (1), cet essai comporte certainement un nombre important d'erreurs ou d'omissions, mais nous préférons dès maintenant préciser notre conception dans l'espoir de bénéficier des avis et des corrections de collègues spécialisés en certains groupes.

Les Trichostrongyloidea dérivent des Strongyloidea, puisque les plus primitifs d'entre eux possèdent une petite capsule buccale, ou une coronule, ou un sillon cervical, caractéristiques de cette super-famille.

En suivant l'évolution des caractères morphologiques, telle qu'elle a été définie précédemment (Chabaud, 1960), et en scindant les différents groupes suivant le type fondamental du synopse, nous croyons pouvoir distinguer 6 grandes lignées évolutives, et nous attribuons à chacune d'elles le rang de famille; ce sont les : Strongylacanthidae, Amidostomatidae, Molineidae, Heligmosomidae, Heligmonellidae, Trichostrongylidae. Nous ne traiterons pas ici les Ollulanidae et les Dictyocaulidae, bien que nous les considérons comme des Trichostrongyloidea, car leur statut ne pose pas de problèmes bien particuliers.

D'un point de vue morphologique, si l'on excepte les Strongylacanthidae (un seul genre atypique), le groupe de base est représenté par les Amidostomatidae, présents chez les Batraciens, Oiseaux et Reptiles dans le monde entier et chez les Marsupiaux d'Australie. L'expansion chez les Mammifères, hors de l'Australie, s'est effectuée à partir de ces Amidostomes dans deux lignées principales.

La première est formée des Molineidae, Heligmosomidae et Heligmonellidae. Ce sont des espèces généralement de petite taille, dont le corps est enroulé en spirale et qui sont toujours pourvues d'une vésicule céphalique et d'un synopse. Chez les formes primitives, les femelles sont munies d'une épine caudale. La tendance à la monodelphie est très marquée.

La seconde lignée, qui constitue les Trichostrongylidae, parasite essentiellement des Herbivores stricts : Lagomorphes et Ruminants. Ce sont des parasites généralement de grande taille, non enroulés sur eux-mêmes. La vésicule céphalique est absente, sauf chez quelques formes évoluées (Cooperiinae). Le synopse est absent, ou reste

(1) Ce travail tient compte d'un certain nombre de données morphologiques qui seront publiées au *Bull. Mus. nat. Hist. nat.* dans les articles suivants : Durette-Desset M.-C., A.-G. Chabaud et J. Cassone, Durette-Desset M.-C. et M. Pinto, Durette-Desset M.-C., Durette-Desset M.-C. et A. M. Denke.

peu élaboré (arêtes orientées perpendiculairement à la paroi du corps). Il n'y a pas d'épines sur la pointe caudale des femelles. La monodelphie est exceptionnelle.

D'un point de vue biologique, les Trichostrongyloidea pourraient se répartir en 2 grands groupes :

— Un groupe ancestral, dont les larves ont une biologie comparable à celle des Ankylostomes, c'est-à-dire qu'elles se nourrissent dans le milieu extérieur et qu'elles pénètrent activement dans l'hôte à travers la peau. Il s'agit, semble-t-il, des Strongylacanthidae, des Amidostomatidae, et des Molineidae, Heligmonellidae, Heligmosomidae primitifs, qui ont pour hôtes, en plus des Batraciens, Reptiles, Oiseaux, les Marsupiaux, les Insectivores, les Fissipèdes, les Microchiroptères, les Primates, les Pholidotes, les Xénarthres, les Tubulidentés et les Rongeurs anciens.

— A ce groupe pourraient s'opposer les Trichostrongyloïdes à biologie évoluée, dont les larves vivent essentiellement sur des réserves et sont infestantes en pénétrant passivement chez l'hôte par voie orale. Il s'agit donc, avant tout, des Trichostrongylidae, mais aussi des formes les plus évoluées des Molineidae, Heligmonellidae et Heligmosomidae. Les hôtes sont les gros mangeurs d'herbes : Lagomorphes, Ruminants et Rongeurs modernes, en particulier les Microtidés.

Un cas particulier est constitué par les Ongulés anciens : Proboscidiens, Hyracoïdes et Périssodactyles, car ce sont les seuls Mammifères terrestres qui sont pratiquement indemnes de Trichostrongyloidea. Ils sont, au contraire, les hôtes d'élection des Oesophagostominae primitifs.

Nous proposons d'expliquer ce phénomène de la façon suivante : il y aurait eu 3 périodes principales : une première période très ancienne, l'éocène, semble-t-il, pendant laquelle auraient évolué des Trichostrongyloïdes à biologie primitive (larve à pénétration active) et les Mammifères correspondants. Une deuxième période, plus tardive, où les Trichostrongyloïdes ne seraient pas en cours d'évolution et où ils seraient remplacés par les Oesophagostominae primitifs. Cette période intermédiaire (qui pourrait être l'oligocène inférieur) correspondrait à celle où se sont différenciés les Ongulés primitifs (Proboscidiens, Hyracoïdes, Périssodactyles). La troisième période, plus moderne, où les Trichostrongyloïdes à biologie évoluée (larve à pénétration passive) feraient leur apparition et à laquelle correspondrait l'expansion des Herbivores exclusifs : Lagomorphes, Ruminants et Rongeurs modernes de type Muridés, ou, surtout, Microtidés.

En nous appuyant sur cet ensemble de considérations, nous proposons la classification suivante (fig. 1) :

I. — Strongylacanthidae (Yorke et Maplestone, 1926, sub. fam.), Chabaud, 1960.

Capsule buccale armée de crochets chitinoïdes faisant saillie hors de la bouche. Parasites de Chiroptères Rhinophidés.

- Genre unique : *Strongylacantha* Van Beneden, 1873.

Les auteurs russes préfèrent considérer cette famille comme faisant partie des Ancylostomatoidea, ce qui peut être admis, à condition de limiter la famille au seul genre *Strongylacantha*. Ce genre, avec ses dents intra-buccales doit en effet être complètement séparé des genres qui ont des épines ou des formations chitinoïdes annexées aux lèvres.

II. — Amidostomatidae (Travassos, 1919, sub. fam.), Baylis et Daubney, 1926.

Capsule buccale généralement bien développée, globuleuse, avec dents œsophagiennes à la base, ou bien capsule buccale plus réduite, mais, dans ce cas, présence de rameaux supplémentaires sur la côte dorsale. Bouche avec six lèvres simples ou modifiées, certains genres avec formations cuticulaires postlabiales développées. Vésicule céphalique souvent présente. Synlophe présent ou absent. Côte dorsale grande. Côtes 8 naissant à la base de la dorsale. Didelphes ou monodelphes.

Parasites d'Amphibiens, Reptiles et Oiseaux du monde entier, Monotrèmes, Marsupiaux australiens. Exceptionnellement, Mammifères sud-américains.

Il s'agit cette fois, non pas d'un groupe aberrant, mais du groupe de base, faisant transition avec les Strongylidae et donnant naissance à tous les autres Trichostrongyloidea.

Pour les parasites de Marsupiaux australiens, nous adoptons provisoirement les conclusions d'Inglis, 1968, mais la question sera réétudiée prochainement à l'aide du synlophe.

— Amidostomatinae Travassos, 1919.

Amidostomatidae. Capsule buccale globuleuse, avec une ou plusieurs dents insérées sur les lobes œsophagiens. Pas de formations cuticulaires postlabiales. Synlophe présent ou absent. Spectre d'hôtes et répartition géographique comme pour la famille.

- Genre-type : *Amidostomum* Railliet et Henry, 1909.

• Autres genres : *Amphibiophilus* Skrjabin, 1916 ; *Austrostrongylus* Chandler, 1924 ; *Batrachonema* Yuen, 1965 ; *Dromaeostrongylus* Lubimov, 1933 ; *Herpetostrongylus* Baylis, 1931 ; *Nicollina* Baylis, 1930 (= *Nicollia* Baylis, 1930) ; *Paramidostomum* Freitas et Mendonça, 1950 ; *Paraustrostrongylus* Mawson, 1973 ; *Patricialina* Inglis, 1968 ; *Woolleya* Mawson, 1973.

— Inglamidinae Durette-Desset, Diaw et Murua, 1976.

Amidostomatidae, avec capsule buccale présente. Trois dents insérées sur l'extrémité antérieure de l'œsophage. Monodelphes. Synlophe avec axe d'orientation des arêtes dirigé de la droite vers la gauche.

Parasites de Rongeurs Cricéidés néotropicaux.

- Genre-type : *Inglamidum* Durette-Desset, Diaw et Murua, 1976.

— Epomidiostomatinae Skrjabin et Schulz, 1937.

Amidostomatidae, avec formations cuticulaires postlabiales développées.

Parasites d'Oiseaux. Cosmopolites.

- Genre-type : *Epomidiostomum* Skrjabin, 1915.
- Autre genre : *Pseudamidostomum* Boulenger, 1926.

— *Mackerrastrongylinae* Inglis, 1968.

Amidostomatidae, avec capsule buccale réduite. Pas de dents à l'extrémité antérieure de l'œsophage. Présence de rameaux supplémentaires sur la côte dorsale (sauf *Asymmetracantha* et *Woodwardostrongylus*).

Parasites de Marsupiaux australiens.

- Genre-type : *Mackerrastrongylus* Mawson, 1960.
- Autres genres : *Asymmetracantha* Mawson, 1960 ; *Filarinema* Mönnig, 1929 (= *Asymmetricostrongylus* Nagaty, 1932) ; *Peramelistrongylus* Mawson, 1961 ; *Tetrabothriostrongylus* Mawson, 1960 ; *Woodwardostrongylus* Wahid, 1964.

III. — Molineidae (Skrjabin et Schulz, 1937, sub. fam.), n. fam.

Synopse généralement présent, avec crêtes ou arêtes orientées perpendiculairement à la paroi du corps, ou du ventre vers le dos. Capsule buccale absente. Vésicule céphalique présente (sauf *Schulzia*). Didelphes ou monodelphes. Epine caudale presque toujours présente chez la femelle.

Parasites de Batraciens, Xénarthres, Mammifères archaïques du monde entier (sauf Australie).

Comme il a été indiqué plus haut, les Amidostomes donnent naissance à deux grandes lignées : Molineidae, Heligmosomidae, Heligmonellidae, d'une part, Trichostrongylidae, d'autre part. Les Molineidae regroupent les Strongyles les plus primitifs de la première lignée, car le synopse est encore indifférencié : Molineinae et Nematodirinae, où la pointe des arêtes est orientée perpendiculairement à la paroi du corps, et Anoplostrongylinae, où la pointe des arêtes est orientée du ventre vers le dos ; la symétrie bilatérale primitive étant dans tous les cas bien conservée.

Les Molineinae forment un groupe cosmopolite, diversifié chez les Batraciens, Reptiles et Oiseaux, et chez tous les Mammifères archaïques.

Les Nematodirinae sont les seuls représentants de la lignée qui se soient adaptés aux Ruminants. Ils sont individualisés par le développement d'une dent œsophagienne dorsale (2). Ils paraissent dériver directement des Molineinae et avoir pris naissance dans le nouveau monde, car le genre le plus primitif (puisque sa dorsale n'est pas atrophiée) est parasite du *Lama* au Pérou. La sous-famille s'est diversifiée chez les Lagomorphes, essentiellement dans la région néarctique, puis est passée secondairement chez de nombreux Ruminants dans toute la zone holarctique.

(2) Il nous semble important de ne pas confondre le conduit de la glande œsophagienne dorsale, qui fait parfois saillie dans la capsule buccale et qui correspond pour nous à un caractère ancestral, avec la dent œsophagienne dorsale (*Haemonchus*, *Nematodirus*, etc...), qui fait saillie dans la lumière de l'œsophage et correspond, au contraire, à notre avis, à une néoformation et à un signe de spécialisation. Pour éviter toute confusion, nous préférons désigner cette dernière formation sous le nom de « formation néodonte ».

Les Anoplostrongylinae, tels que nous les concevons ici, c'est-à-dire avec un synlophe où la pointe des arêtes est orientée du ventre vers le dos, sont presque exclusivement des parasites de Chiroptères et de Xénarthres néotropicaux. L'homogénéité reste aléatoire car le synlophe de plusieurs genres, parasites de Chiroptères américains, est inconnu ; mais l'on remarque que les parasites de Chiroptères américains et de Xénarthres ont, de toute façon, de nombreux points communs : bourse caudale avec deux grandes côtes ventrales, un trident latéral indépendant et des côtes 8 branchées à la base ou au tiers antérieur de la côte dorsale.

Selon les lois de la nomenclature, la famille devrait être nommée Nematodiridae, car le taxon supragénérique le plus ancien (1934) est celui des Nematodirinae. Ceci serait très gênant, car il s'agit d'un groupe caractérisé seulement par une évolution particulière de la côte dorsale et dont l'évolution, telle que nous la traçons ici, reste très hypothétique. Le genre *Molineus*, au contraire, par ses caractères synthétiques et par son spectre d'hôtes, est parfaitement représentatif de la famille, telle que nous la concevons. Nous préférons donc, dans ce cas particulier, ne pas suivre exactement l'article 36 du Code International de Nomenclature Zoologique.

— *Molineinae* Skrjabin et Schulz, 1937.

Molineidae avec synlophe pourvu de crêtes orientées perpendiculairement à la paroi du corps, très rarement dépourvus de synlophe. Bourse caudale avec côtes 4 généralement courtes. Didelphes.

Parasites d'Oiseaux, de Batraciens, de Tortues, d'Insectivores Tenrecoidea, de Carnivores, de Chiroptères (du vieux monde), de Tupaiidés, de Primates, de Pholidotes, de Tubulidentés et de Rongeurs archaïques (Bathyergidés-Sciuridés). Cosmopolites (sauf Australie).

• Genre-type : *Molineus* Cameron, 1923 (= *Microstrongylus* Cameron, 1927, = *Nematostrongylus* Cameron, 1928, = *Tenuostrongylus* Le Roux, 1933, = *Shattuckius* Sandground, 1938).

• Autres genres : *Angulocirrus* Biocca et Le Roux, 1956 ; *Batrachostongylus* Yuen, 1963 ; *Columbostrongylus* Puylaert, 1968 ; *Dollfusstrongylus* Quentin, 1970 ; *Hepatojarakus* Yeh, 1955 ; *Hooperstrongylus* Lie et Kong, 1963 ; *Moguranema* Yamaguti, 1941 ; *Molinostrongylus* Skarbilowitsch, 1934 ; *Nochtia* Travassos et Vogelsang, 1929 ; *Nycteridostrongylus*, Baylis, 1930 ; *Ortleppstrongylus* Durette-Desset, 1970 ; *Oswaldocruzia* Travassos, 1917 ; *Pithecostrongylus* Lubimov, 1930 ; *Poekilostrongylus* Schmidt et Whittaker, 1975 ; *Schulzia* Travassos, 1937 ; *Trichocheenia* Kou, 1958 (= *Manistrongylus* Baer, 1959, = *Manistrongylus* Cameron et Myers, 1960, = *Pholidostrongylus* Baer, 1959) ; *Trichoskrjabinia* Travassos, 1937.

— *Anoplostrongylinae* Chandler, 1938.

Molineidae, soit avec synlophe pourvu de crêtes cuticulaires orientées perpendiculairement à la paroi du corps (dans ce cas, il existe 3 à 5 tubercules sur la queue de la femelle et un capuchon céphalique), ou orientées du ventre vers le dos, soit.

rarement, sans synlophe. Didelphes ou semi-monodelphes. Côte dorsale non divisée dès sa base en deux rameaux.

Parasites de Chiroptères et de Xénarthres néotropicaux (quelques espèces chez des Chiroptères et des *Tupaia* de l'ancien monde et des Cricétidés néotropicaux).

- Genre-type : *Anoplostrongylus* Boulenger, 1926.

• Autres genres : *Adolpholutzia* Travassos, 1935 ; *Biacantha* Wolfgang, 1954 ; *Bidigiticauda* Chitwood, 1938 ; *Bradypostrongylus* Price, 1928 (= *Pintoia* Travassos, 1928) ; *Brevigraphidium* Freitas et Mendonça, 1960 ; *Caenostongylus* Lent et Freitas, 1938 ; *Cheiropterone* Sandground, 1929 ; *Dasypostrongylus* Travassos, 1935 ; *Delicata* Travassos, 1935 ; *Didactyluris* Freitas et Dobbin, 1960 ; *Filicapitis* Travassos, 1949 ; *Fontesia* Travassos, 1928 ; *Graphidiops* Lent et Freitas, 1938 ; *Histiostrongylus* Molin, 1861 ; *Maciela* Travassos, 1935 ; *Moennigia* Travassos, 1935 (= *Pintonema* Travassos, 1935, = *Pulchrostrongylus* Travassos, 1935) ; *Neohistiostrongylus* Barus et Rysavy, 1971 ; *Paragraphidium* Freitas et Mendonça, 1959 ; *Parahistiostrongylus* Vigueras, 1941 ; *Spinostongylus* Travassos, 1935 ; *Torrestrongylus* Vigueras, 1935 ; *Trichohelix* Ortlepp, 1922 ; *Tricholeiperia* Travassos, 1935 ; *Trichotravassosia* Lent et Freitas, 1938 ; *Trifurcata* (Schulz, 1926) ; *Tupaiostrongylus* Dunn, 1963.

— *Nematodirinae* Skrjabin et Orloff, 1934.

Molineidae avec synlophe pourvu de crêtes orientées perpendiculairement à la paroi du corps. Présence d'une formation néodonte. Côte dorsale divisée dès sa base en deux rameaux distincts (sauf *Lamanema*).

Parasites de Lagomorphes et de Ruminants.

- Genre-type : *Nematodirus* Ransom, 1907.

• Autres genres : *Lamanema* Becklund, 1963 ; *Murielus* Dikmans, 1939 ; *Nematodirella* Yorke et Maplestone, 1926 (= *Microcephalus* Romanovitch, 1915) ; *Nematodiroides* Bernard, 1967.

IV. — *Heligmosomidae* (Travassos, 1914, sub. fam.), Cram, 1927.

Synlophe avec pointe des crêtes ou des arêtes orientée de la droite vers la gauche. Capsule buccale absente. Vésicule céphalique présente. Didelphes ou monodelphes. Epine caudale des femelles présente ou absente.

Parasites d'Oiseaux, surtout américains, de Marsupiaux et de Chiroptères américains, de Rongeurs Caviomorphes et Geomyoidea, d'Insectivores Soricoides, de Lagomorphes et Rongeurs Myomorphes de l'ancien monde et de la région néarctique.

L'élément caractéristique de la famille est fourni par le synlophe : la pointe des crêtes ou des arêtes est orientée de la droite vers la gauche.

Alors que, chez les *Ornithostongylinae*, le synlophe a une symétrie parfaite (nombre, taille, orientation) par rapport à l'axe frontal, chez les deux autres sous-familles, l'évolution se fait de la façon suivante : les formes les plus primitives n'ont que trois arêtes ventrales, puis des arêtes dorsales symétriques aux ventrales apparaissent, et, enfin, le nombre d'arêtes augmente, la face ventrale étant généralement en avance sur la face dorsale.

Chez les *Viannaiinae*, les formes les plus primitives se trouvent chez les Marsupiaux américains et l'évolution se poursuit dans la région néotropicale chez les Rongeurs Caviomorphes, puis les Geomyoidea.

Chez les *Heligmosominae*, ce sont les Insectivores Soricoidea qui sont contaminés par les formes les plus primitives. Au fur et à mesure de l'évolution morphologique, les hôtes atteints sont les Lagomorphes, les Sciuridés terrestres, puis une explosion toute récente et très riche en espèces chez les Muridés et les Microtidés de la région holarctique.

— *Ornithostromylinae* Travassos, 1937.

Heligmosomidae avec synlophe symétrique ou presque symétrique par rapport à l'axe frontal. Pointe caudale présente. Didelphes.

Parasites d'Oiseaux et de Chiroptères en Amérique du Sud et plus rarement dans l'ancien monde.

- Genre-type : *Ornithostromylus* Travassos, 1914.

• Autres genres : *Allintoshius* Chitwood, 1937 (= *Parallintoshius* Araujo, 1940); *Lutzinema* Lent et Freitas, 1934; *Ornithonema* Travassos, 1935; *Oswaldostromylus* Lent et Freitas, 1934.

— *Viannaiinae* Neveu-Lemaire, 1934.

Heligmosomidae avec synlophe pourvu seulement de trois arêtes ventrales — dans ce cas, la côte dorsale n'est pas réduite et les côtes 4 sont courtes — ou synlophe avec arêtes ventrales et arêtes dorsales, ces dernières étant en nombre égal ou inférieur aux ventrales. Didelphes ou monodelphes. Absence d'épine caudale sur la queue de la femelle.

Parasites de Marsupiaux, de Rongeurs Cavioides (Caviidés, Hydrochoeridés) et Chinchilloidea (Chinchillidés, Cuniculidés) néotropicaux et de Rongeurs Geomyoidea néarctiques.

- Genre-type : *Viannia* Travassos, 1914 (= *Philostrongylus* Wolfgang, 1951).

• Autres genres : *Heligmoskrjabinia* Freitas et Lent, 1937; *Hoineffia* Diaw, 1977; *Oswaldonema* Travassos, 1927; *Travassostromylus* Orloff, 1933 (= *Camerostrongylus* Wolfgang, 1951); *Vexillata* (Travassos, 1937); *Viannella* Travassos, 1919 (= *Avellaria* Freitas et Lent, 1934, = *Brevispiculoides* Ortlepp, 1939).

— *Heligmosominae* Travassos, 1914.

Heligmosomidae avec synlophe pourvu de trois arêtes ventrales — dans ce cas, la côte dorsale est réduite et les côtes 4 sont longues — ou synlophe avec arêtes ventrales et dorsales, ces dernières étant en nombre égal ou inférieur aux ventrales. Côte dorsale réduite, sauf chez *Longistriata*. Didelphes ou monodelphes. Présence d'une épine caudale sur la queue de la femelle.

Parasites d'Insectivores Soricoidea, de Lagomorphes de Sciuriformes et de Rongeurs Myomorphes de l'ancien monde et de la région néarctique.

- Genre-type: *Heligmosomum* Railliet et Henry, 1909.
- Autres genres: *Citellinema* Hall, 1916 (= *Warrenius* Hall, 1916); *Citellinoides* Dikmans, 1939; *Heligmosomoides* Hall, 1916 (= *Nematospira* Walton, 1923, = *Nematospiroides* Baylis, 1926, = *Paranematospira* Sprehn, 1935, = *Sincosta* Roé, 1929); *Longistriata* Schulz, 1926 (? *Neoheligionoides* Sadvovskaja, 1952); *Ohbayashinema* Durette-Desset, 1974; *Suncinema* Durette-Desset, 1973.

V. — Heligmonellidae (Skrjabin et Schikhobalova, 1952, tribu), nov. fam.

Synopse avec axe d'orientation des arêtes oblique (sauf chez les formes les plus évoluées) par rapport à l'axe frontal. Monodelphes. Queue des femelles dépourvue d'épines.

Parasites d'Insectivores Talpidés et de Rongeurs Phiomorphes, Caviomorphes, Myomorphes. Cosmopolites.

Ici aussi, l'élément caractéristique de la famille est fourni par le synopse. L'axe d'orientation des arêtes est toujours oblique par rapport à l'axe frontal (sauf quelques exceptions chez les formes les plus évoluées). L'évolution s'effectue par une rotation progressive de l'axe d'orientation, qui, chez les formes les plus primitives, est incliné à 45°, par rapport à l'axe frontal, et par une augmentation du nombre des arêtes.

Les Heligmonellidae sont répartis dans le monde entier chez des Mammifères variés mais toujours archaïques.

Les Pudicinae et les Brevistriatinae constituent deux branches équivalentes, la première dans le nouveau monde, la seconde dans l'ancien monde, qui dérivent directement des Heligmonellinae.

Les Heligmonellinae pourraient être passés d'Afrique en Amérique vers l'éocène supérieur-l'oligocène inférieur avec les Rongeurs Phiomorphes, et se seraient diversifiés chez certains Caviomorphes pour donner la lignée des Pudicinae. A la même époque, dans l'ancien monde, les Brevistriatinae se seraient adaptés aux Hystéricidés, aux Sciurormorphes, puis aux Gliridés.

Ces deux sous-familles sont caractérisées par l'acquisition d'une carène, c'est-à-dire d'une transformation des arêtes gauches en un flotteur longitudinal. Les formes les plus évoluées des Brevistriatinae perdent progressivement cette formation originale.

Les Nippostrongylineae constituent le groupe le plus évolué de la famille. Ils sont dépourvus de véritable carène, mais l'axe d'orientation des arêtes est beaucoup plus oblique, par rapport à l'axe frontal, que celui des Heligmonellinae, et les arêtes sont plus nombreuses.

Ce sont des parasites de Rongeurs modernes, essentiellement les Muridés et les Microtidés, et ils ont conquis, secondairement, les Cricétidés du nouveau monde.

Ayant pris vraisemblablement naissance chez les Muridés d'Asie, ils ont conquis le monde entier. Des formes très spécialisées se constituent au fur et à mesure des migrations des Rongeurs, soit vers l'Afrique, soit vers l'Australie, soit vers l'Amérique du Nord, puis du Sud.

— *Heligmonellinae* (Skrjabin et Schikhobalova, 1952, tribu) Durette-Desset, 1971.

Heligmonellidae. Synopse avec axe d'orientation des arêtes incliné à 45° vers la gauche par rapport à l'axe sagittal. Gradient de taille des arêtes de gauche à droite sur la face ventrale et de droite à gauche sur la face dorsale. Nombre d'arêtes inférieur à 14.

Parasites de Talpidés (région holarctique), de Lagomorphes (ancien monde, région néarctique) et de Rongeurs archaïques (régions éthiopienne et néotropicale).

- Genre-type : *Heligmonella* Mönnig, 1927.

- Autres genres : *Paraheligmonella* Durette-Desset, 1971 ; *Tricholinstowia* Travassos, 1937 (= *Morganiella* Travassos, 1937, = *Morganostrongylus* Fahmy, 1956).

— *Pudicinae* (Skrjabin et Schikhobalova, 1952, tribu) Durette-Desset, 1971.

Heligmonellidae. Synopse avec axe d'orientation des arêtes presque frontal. Carène présente. Gradient de taille des arêtes nul. Côte dorsale profondément divisée.

Parasites de Caviomorphes Chinchilloidea (Dasyproctidés), Octodontoidea (Echimyidés, Capromyidés, Myocastoridés), Erethizontoidea (Eréthizontidés), et de Sciuridés (une espèce chez un Cricétidé et une autre chez un Lagomorphe). Régions néarctique et néotropicale.

- Genre-type : *Pudica* Travassos et Darriba, 1929.

- Autres genres : *Evandroia* Travassos, 1937 ; *Heligmostrongylus* Travassos, 1917 (= *Fuellebornema* Travassos et Darriba, 1929, = *Heligmodendrium* Travassos, 1937, = *Squamastrongylus* Travassos, 1937, = *Stunkardionema* Arnold, 1941) ; *Pseudoheligosomum* Travassos, 1937 ; *Sciurodendrium* Durette-Desset, 1971.

— *Brevistriatinae* Durette-Desset, 1971.

Heligmonellidae. Synopse avec axe d'orientation des arêtes frontal ou sub-frontal (sauf dans le genre *Xericola*). Carène présente ou absente. Gradient de taille des arêtes nul, ou de droite à gauche sur la face dorsale, ou médio-latéral. Arêtes continues ou interrompues. Dans ce dernier cas, elles sont toujours disposées en séries alternées.

Parasites de Rongeurs « anciens » : Hystricidés, Sciuridés et Gliridés de l'ancien monde.

Parasites de capture de Tragulidés et de Muridés de l'ancien monde.

- Genre-type : *Brevistriata* Travassos, 1937.

- Autres genres : *Calypsostrongylus* Schmidt, Myers et Kuntz, 1967 ; *Cordicauda* Durette-Desset, 1971 ; *Fissicauda* Durette-Desset et Krishnasamy, 1977 ; *Kuala* Durette-Desset et Krishnasamy, 1977 ; *Metheligionella* Durette-Desset, 1971 ; *Paraheligionina* (Ortlepp, 1939) (= *Heligmobaylisia* Mawson, 1961) ; *Quentinstrongylus* Durette-Desset, 1969 ; *Srivastavanema* (Singh, 1962) ; *Xericola* Durette-Desset, 1974.

— *Nippostrongylinae* Durette-Desset, 1971.

Heligmonellidae. Synopse avec axe d'orientation des arêtes pouvant être dirigé selon les deux axes suivants : soit de la ligne ventrale-droite vers la ligne dorsale-gauche, soit de la ligne droite, ventrale-droite vers la ligne gauche, dorsale-gauche, ou ayant une position intermédiaire entre ces deux axes. Nombre d'arêtes supérieur à 13, avec arêtes latérales hypertrophiées et gradient de taille des arêtes le plus souvent latéro-médian, ou arêtes très nombreuses, avec gradient de taille des arêtes nul, ou arêtes réduites faisant à peine saillie à la surface de la cuticule.

Parasites de Rongeurs « récents » : Gerbillidés, Muridés, Microtidés du monde entier et Cricétidés du nouveau monde.

• Genre-type : *Nippostrongylus* Lane, 1923 (= *Austroheligmonema* Mawson, 1961).

• Autres genres : *Boreostrongylus* Durette-Desset, 1971 ; *Hassalstrongylus* Durette-Desset, 1971 ; *Heligmonina* Baylis, 1928 (= *Heligmospiroides* Ortlepp, 1939, = *Trichobaylisia* Travassos, 1937) ; *Heligmonoides* Baylis, 1928 ; *Hypocristata* Durette-Desset, 1971 ; *Mammanidula* Sadoyskaja, 1952 (= *Mammaniduloides* Ohbayashi, Orihara et Fujimaki, 1968, = *Mammolongistriata* Dubinin, 1953, = *Mastonema*, Mawson, 1961) ; *Neoheligmone* Durette-Desset, 1971 ; *Odilia* Durette-Desset, 1973 (= *Austrostrongylus sensu* Durette-Desset, 1971) ; *Orientostrongylus* Durette-Desset, 1970 ; *Stilestrongylus* Freitas, Lent et Almeida, 1937 (= *Mirandaia* Travassos, 1937) ; *Tenorastrongylus* Durette-Desset, 1970.

VI. — *Trichostrongylidae* (Leiper, 1908, sub. fam.), Leiper, 1912.

Corps de grande taille, non enroulé en spirale. Vésicule céphalique absente, sauf chez certains Graphidiinae et chez les Cooperiinae, où elle est généralement divisée en deux parties, avec la partie antérieure plus large que haute. Deirides parfois très fortes. Synopse parfois absent, ou, quand il est présent, peu élaboré, avec crêtes ou arêtes égales entre elles (sauf parfois les groupes latéraux) et perpendiculaires à la paroi. Pas d'épines sur la pointe caudale des femelles. Didelphes (sauf *Impalaia*). La capsule buccale reste bien perceptible chez les genres primitifs.

Parasites de Ratites et de Mammifères archaïques en Afrique et à Madagascar, de Caviomorphes et Castors, de Lagomorphes et surtout d'Artiodactyles.

Chez les *Trichostrongylidae*, le synopse est absent, ou, lorsqu'il est présent, reste peu différencié (arêtes perpendiculaires à la paroi du corps), sauf chez quelques formes évoluées.

Dans cette famille, le synopse ne pouvait donc pas servir de fil conducteur et nous avons été amenés, pour tenter une classification phylétique de la famille, à nous adresser à d'autres caractères morphologiques.

La famille paraît pouvoir être divisée en trois types morphologiques distincts selon la disposition des côtes ventrales. Chaque type se retrouve aussi bien chez les genres primitifs que chez les genres évolués.

— 1^{er} type : les côtes 2 et 3 ont tendance à former une pince. La côte 2 est plus petite que la côte 3. Celle-ci se dirige d'abord vers l'arrière, puis subit un trajet récurrent vers l'avant. Ce type groupe les *Libyostrongylinae* et les *Cooperiinae*.

FIG. 2. — Schéma des côtes 2 et 3 chez les Trichostrongylidae. A : Libyostrongylinae-Cooperiinae ; B : Graphidiinae-Ostertagiinae ; C : Trichostrongylinae-Haemonchinae.

— 2° type : les côtes 2 et 3 forment une pince presque refermée. Elles sont de longueur presque équivalentes et leur trajet est à peu près parallèle. Ce type groupe les Graphidiinae et les Ostertagiinae.

— 3° type : les côtes 2 et 3 sont nettement séparées. La côte 2 est petite et naît à la racine d'une côte 3 puissante. Ce type groupe les Trichostrongylinae et les Haemonchinae (fig. 2).

Ces trois types étant définis, nous avons choisi six caractères évolutifs pour tenter de situer le niveau évolutif de chaque genre. L'évolution de chacun de ces caractères nous semble se faire de la façon suivante :

A) Capsule buccale : elle reste bien perceptible dans tous les genres primitifs (*Libyostrongylus*, *Paralibyostrongylus*, *Graphidium*, etc...) et disparaît ultérieurement.

B) Vésicule céphalique : absente des formes primitives, elle apparaît d'abord à peine marquée (*Gazellostrongylus*, *Paracooperia*) ; elle peut être simple (*Impalaia*), ou double (*Chabaudstrongylus*, *Cooperia*, *Cooperioides*, *Megacooperia*).

C) Formation néodonte : absente de la plupart des formes, elle est caractéristique des Haemonchinae. Cette formation néodonte dorsale, qui apparaît dans l'œsophage, est différente de la dent de la glande œsophagienne dorsale, présente chez les Amidostomatinae.

D) Deirides : peu développées dans la plupart des cas, elles évoluent sous forme de crochets (*Hyostrongylus*, *Ostertagia*, etc...).

E) Synlophe : absent ou constitué de petites crêtes perpendiculaires à la paroi, le synlophe évolue par apparition d'arêtes, soit simples (*Gazellostrongylus*, *Impalaia*, *Graphidium*), soit d'un type particulier, insérées, directement, semble-t-il, sur l'hypoderme (*Pararhabdonema*, *Pseudostertagia*, *Chabaudstrongylus*) ; les paires latérales peuvent être plus petites, ou, au contraire, chez les formes les plus évoluées (*Megacooperia*, *Paracooperia*), il existe un début de différenciation du synlophe (arêtes latérales plus développées que les autres arêtes).

F) Lobe dorsal : chez un certain nombre de genres, le lobe dorsal, comme il est habituel, tend à se réduire (*Obeliscoides*, *Cooperia*, *Ostertagia*, etc...), mais, ce qui est plus exceptionnel, il y a toute une série de formes où l'évolution se fait par un accroissement du lobe dorsal aux dépens des lobes ventraux (*Impalaia*, *Megacooperia*, *Cooperioides*, etc...).

Nous avons tenté sur les tableaux ci-dessous de préciser d'une façon numérique approximative le niveau d'évolution atteint par chacun des genres considérés. Il apparaît que, dans les trois lignées définies ci-dessus, la succession des hôtes est toujours la même, car, après une adaptation aux Lagomorphes, il y a passage aux Ruminants. Cette adaptation aux Ruminants s'accompagne d'une évolution morphologique notable. Nous pensons donc qu'il est logique de scinder chacune des trois lignées en deux parties, cette scission correspondant chaque fois, approximativement, à l'adap-

TABLEAU I. — A. *Libyostrongylinae*.

	A	B	C	D	E	F	Total
<i>Libyostrongylus</i>	1	1	1	1	1	1	6
<i>Paralibyostrongylus</i>	1	1	1	1	1	2	7
<i>Cnizostrongylus</i>	1	1	1	1	1	2	7
<i>Pararhabdonema</i>	2	1	1	1	3	2	10
<i>Pseudostertagia</i>	2	1	1	1	3	2	10
<i>Obeliscoides</i>	1	1	1	2	2,5	3	10,5

TABLEAU I. — B. *Cooperiinae*.

	A	B	C	D	E	F	Total
<i>Cooperia</i>	1,5	2	1	1	2	2	9,5
<i>Cooperioides</i>	2	2	1	1	2 ou 3	1,5	9,5 ou 10,5
<i>Gazellostrongylus</i>	2	1,5	1	1	3	2	10,5
<i>Chabaudstrongylus</i>	2	2	1	1	3	2	11
<i>Impalaia</i>	2	2	1	1	3	3	12
<i>Megacooperia</i>	2	2	1	1	4	3	13
<i>Paracooperia</i>	2	2	1	1	4	3	13

TABLEAU II. — *Graphidiinae* - *Ostertagiinae*.

	A	B	C	D	E	F	Total
<i>Graphidium</i>	1	1	1	2	3	1	9
<i>Graphidiella</i>	1	1	1	1 ou 2	2 ou 3	1	7 à 9
<i>Parostertagia</i>	1	1	1	1 ou 2	2 ou 3	2	8 à 10
<i>Hyostrogylus</i>	1	2	1	2	2	2,5	10,5
<i>Ostertagia sensu lato</i>	2	1	1	2	2 ou 3	3	11 à 12

TABLEAU III. — A. Trichostrongylinae.

	A	B	C	D	E	F	Total
<i>Graphidioides</i>	1	1	1	1	2,5	1	7,5
<i>Trichostrongylus</i>	1,5	1	1	1	1	3	8,5
<i>Travassosius</i>	1 ou 2	1	1	2	2 ou 3	3	10 à 12

TABLEAU III. — B. Haemonchinae

	A	B	C	D	E	F	Total
<i>Biogastranema</i>	1	1	2	1	2,5	3	10,5
<i>Boehmiella</i>	2	1	2	2	3	2	12
<i>Ashworthius</i> *	2	1	2	2	4	2	13
<i>Leiperiatus</i>	2	1	2	1 ou 2	2 ou 3	3	11 à 13
<i>Mecistocirrus</i>	2	1	2	2	2 ou 3	3	12 ou 13
<i>Haemonchus</i>	2	1	2	2	3	3	13

TABLEAUX I, II, III. — Les genres sont classés en fonction de six caractères morphologiques auxquels il est attribué un chiffre de 1 à 4 selon le degré d'évolution du caractère.

A, capsule buccale; A₁, présente; A₂, absente. — B, vésicule céphalique; B₁, absente; B₂, présente. — C, formation néodonte: C₁, absente; C₂, présente. — D, deirides: D₁, peu développées; D₂, fortement développées en forme de crochets. — E, synlophes: E₁, absent; E₂, constitué de crêtes cuticulaires; E₃, constitué d'arêtes cuticulaires, soit s'insérant sur l'hypoderme, soit détachées de celui-ci; E₄, constitué d'arêtes cuticulaires, dont les latérales sont plus développées que les médianes. — F, longueur de la côte dorsale: F₁, longue; F₂, moyenne; F₃, hypertrophiée ou réduite.

* *Ashworthius* est côté E₄, puisque nous supposons qu'il s'agit d'une disparition secondaire des arêtes.

tation aux Ruminants. Les trois lignées que nous avons définies ci-dessus se décomposent donc de la façon suivante :

— *Première lignée* : l'élément le plus caractéristique qui sépare les formes primitives des plus évoluées nous paraît être l'apparition d'une vésicule céphalique. Nous supposons donc l'évolution suivante :

A. *Libyostrongylinae* : sans vésicule céphalique, font transition avec les Amidostomatinae. Nous y trouvons successivement les genres *Libyostrongylus*, le plus primitif, parasite d'Oiseaux Ratites, *Paralibyostrongylus*, qui en est très proche et qui est caractéristique de Mammifères archaïques éthiopiens. C'est donc en Afrique que la lignée semble avoir pris naissance. Les deux genres malgaches : *Cnizostrongylus*, de Rongeurs, et *Pararhabdonema*, de Lémuriens, peuvent y être rattachés. Les genres *Pseudostertagia* et *Obeliscoides* (ce dernier nettement plus évolué par la réduction de la côte dorsale) semblent indiquer la migration de la lignée de l'ancien vers le nouveau monde par le détroit de Behring. Ils sont connus chez *Antilocapra* et chez des Lagomorphes.

FIG. 3

FIG. 4

FIG. 5

B. *Cooperiinae*. L'apparition de la vésicule céphalique correspond assez bien à l'adaptation aux Ruminants. *Chabaudstrongylus* est parasite de Tragulidés et, à quelques exceptions près, tous les autres genres sont parasites de Bovidae. Le genre *Impalaia* a subi une évolution particulière par allongement de la dorsale et acquisition de la monodelphie ; les genres *Megacooperia* et *Paracooperia*, par l'élaboration du synlophe sur les lignes latérales (fig. 3).

— *Deuxième lignée* : le passage des Lagomorphes aux Ruminants est marqué essentiellement par l'atrophie de la capsule buccale et par la division plus haute de la côte dorsale. Nous séparons donc les deux sous-familles Graphidiinae et Ostertagiinae.

A. *Graphidiinae*. Trois des quatre genres sont totalement ou partiellement parasites de Lagomorphes. *Hyostrongylus* est spécialement intéressant, puisque, en plus de *Lepus*, il existe chez les Tragulidés et chez les Suidés. Le genre *Parostertagia* n'est connu que chez les Pécariis, mais ceci n'implique pas de contradiction biogéographique avec le fait que *Graphidium* et *Graphidiella* sont paléarctiques ou holarctiques, car des fossiles de Pécari existent dans le monde entier.

B. *Ostertagiinae*. Tous les Ostertagiinae sont caractéristiques des Ruminants les plus évolués (Cervidés, Bovidés). Le parasite connu chez un Tragule semble être une espèce de capture et non une espèce relique (fig. 4).

— *Troisième lignée* : nous retrouvons le passage entre Lagomorphes et Ruminants, mais, cette fois, l'évolution morphologique qui accompagne ce phénomène apparaît moins clairement du fait que le genre *Trichostrongylus*, qui est, dans notre interprétation, un parasite de Lagomorphes (3), s'est très largement adapté aux Ruminants.

Nous plaçons donc la division en deux sous-familles Trichostrongyliinae, Haemonchinae, au moment où la formation néodonte apparaît. En outre, chez les Haemonchinae le lobe dorsal se réduit à un moignon inséré sur un lobe séparé de la bourse caudale.

A. *Trichostrongyliinae*. Le genre le plus primitif, *Graphidioides*, étant parasite du *Dolichotis*, nous supposons que l'origine du groupe pourrait être néotropicale.

(3) Les espèces parasites d'Oiseaux n'ayant aucun caractère particulièrement primitif, nous ne pensons pas qu'il soit légitime d'y voir des espèces reliques, mais seulement des captures.

FIG. 3. — Les Libyostrongyliinae (trait plein) paraissent avoir pris naissance en Afrique chez des animaux archaïques et ont conquis les Lagomorphes dans le monde entier. Le passage des Lagomorphes aux Ruminants, qui paraît s'être effectué dans l'ancien monde, correspond à l'individualisation des Cooperiinae (trait en pointillés).

FIG. 4. — Les Graphidiinae (trait plein) sont des parasites de Lagomorphes et de Suidés. L'adaptation aux Cervidés et Bovidés donne naissance aux Ostertagiinae (trait en pointillés).

FIG. 5. — Les Trichostrongyliinae (trait plein) pourraient avoir pris naissance dans la région néotropicale où ils existent chez des Rongeurs archaïques. Ils se sont répandus dans le monde entier par le parasitisme chez les Lagomorphes, puis chez les Ruminants. Les Haemonchinae (trait en pointillés) en sont issus, peut-être une première fois en Amérique chez des Rongeurs (*Boehmiella*), une seconde fois après le passage dans l'ancien monde chez les Ruminants.

Cette supposition est renforcée du fait que le genre *Travassosius* est parasite de Castors et que la plupart des *Trichostrongylus* parasites de Lagomorphes sont connus du nouveau monde et non de l'ancien monde.

B. *Haemonchinae*. Le genre *Biogastranema*, parasite de Lagomorphes en Amérique du Nord, est particulièrement intéressant, car il a des caractères primitifs, mais fait transition avec des *Haemonchinae* de Ruminants : *Ashworthius*, *Mecistocirrus*, *Haemonchus*. *Leiperatus* paraît correspondre à une capture chez l'Hippopotame. Bien que pour nous la lignée soit d'origine américaine, les *Haemonchinae* sont assez caractéristiques de l'ancien monde (fig. 5).

— *Libyostrongylinae* n. sub. fam.

Trichostrongylidae avec capsule buccale faible, mais présente. Côte 2 plus petite que la 3. Côte 3 avec, à l'origine, un trajet postérieur qui la sépare nettement de la 2, puis, à sa partie moyenne, un trajet récurrent vers l'avant, l'ensemble des côtes 2-3 constituant ainsi une pince plus ou moins fermée. Côte dorsale longue (sauf *Obeliscoides*), divisée seulement à l'apex. Synlophe absent, ou présent, avec crêtes ou arêtes simples, sub-égales, normales à la paroi. Deirides peu développées (sauf *Obeliscoides*).

Parasites de Ratites, de Mammifères archaïques africains, de Lémuriens et Rongeurs malgaches, et de Lagomorphes et d'*Antilocapra* en région néarctique.

- Genre-type : *Libyostrongylus* Lane, 1923.

- Autres genres : *Cnizostongylus* Chabaud, Durette-Desset et Houin, 1967 ; *Obeliscoides* Graybill, 1924 (= *Obeliscus* Graybill, 1923) ; *Paralibyostrongylus* Ortlepp, 1939 ; *Pararhabdonema* Kreis, 1945 ; *Pseudostertagia* Orloff, 1933.

— *Cooperiinae* (Skrjabin et Schulz, 1937, tribu) Skrjabin et Schikhobalova, 1952.

Trichostrongylidae dépourvus de capsule buccale. Vésicule céphalique présente. Côte 2 plus petite que la 3. Côte 3 avec, à l'origine, un trajet postérieur qui la sépare nettement de la 2, puis, à sa partie moyenne, un trajet récurrent vers l'avant, l'ensemble des côtes 2 et 3 constituant ainsi une pince plus ou moins fermée (4). Côte dorsale divisée à des niveaux variables. Synlophe présent avec crêtes ou arêtes simples, sub-égales, normales à la paroi, parfois insérées directement sur l'hypoderme, parfois avec différenciation en 4 grandes arêtes latérales. Deirides peu développées.

Parasites de Ruminants, fondamentalement de l'ancien monde.

- Genre-type : *Cooperia* Ransom, 1907.

- Autres genres : *Chabaudstrongylus* Durette-Desset et Denké, 1978 ; *Cooperioides* Daubney, 1933 ; *Gazellostrongylus* Yeh, 1956 ; *Impalaia* Mönnig, 1923 (= *Anthostrongylus* Croveri, 1929, = *Minutostrongylus* Le Roux, 1936) ; *Megacooperia* Khalil et Gibbons, 1976 ; *Paracooperia* Travassos, 1935 (= *Schwartziella* Le Roux, 1936).

(4) Le dessin de l'espèce type de *Cooperioides* donné par Daubney (1933) correspond mal à cette définition. Une révision des spécimens serait souhaitable.

— *Graphidiinae* Travassos, 1937.

Trichostrongylidae avec capsule buccale faible, mais présente. Vésicule céphalique présente ou absente. Côtes 2 et 3 peu différentes l'une de l'autre, ayant toutes deux un trajet à peu près parallèle. Côte dorsale forte (sauf chez *Hyostrogylus rubidus*), divisée seulement à l'apex. Synlophe présent avec arêtes nombreuses, égales entre elles, perpendiculaires à la paroi. Parasites de Lagomorphes, de Tragulidés et de Suidés.

- Genre-type : *Graphidium* Railliet et Henry, 1909.

• Autres genres : *Graphidiella* Olsen, 1948 ; *Hyostrogylus* Hall, 1921 ; *Parostertagia* Schwartz et Alicata, 1933.

— *Ostertagiinae* (Skrjabin et Schulz, 1937, tribu), Sarwar, 1956.

Trichostrongylidae dépourvus de capsule buccale. Vésicule céphalique absente. Côtes 2 et 3 peu différentes l'une de l'autre, ayant toutes deux un trajet à peu près parallèle. Côte dorsale plus ou moins atrophiée, courte ou gracile, ou divisée sur une grande partie de sa hauteur, ou présentant à la fois ces 3 caractères. Synlophe généralement présent, non encore différencié, avec arêtes égales entre elles et orientées perpendiculairement à la paroi du corps. Deirides fortes, en forme de crochets. Membrane bursale accessoire présente.

Parasites de Ruminants fondamentalement du vieux monde.

- Genre-type : *Ostertagia* Ransom, 1907 (= *Grunheria* Sarwar, 1956, = *Ostertagiella* Andreeva, 1956).

• Autres genres : *Apteragia* Jansen, 1958 (= *Spiculopteroides* Jansen, 1958) ; *Bergheia* Drozd, 1965 ; *Camelostrogylus* Orloff, 1933 ; *Capreolagia* Schulz, Andreeva et Kadenazii, 1953 ; *Grosspiculagia* (Orloff, 1933) Sarwar, 1956 ; *Longistrogylus* Le Roux, 1931 (= *Bigalkea* Mönnig, 1931, = *Bigalkea* Ortlepp, 1963, = *Kobusinema* Ortlepp, 1963) ; *Marshallagia* (Orloff, 1933) Travassos, 1937 ; *Mazamostrongylus* Cameron, 1935 ; *Muflo-nagia* Schulz et coll., 1953 ; *Orloffia* Drozd, 1965 ; *Ostertagiana* Dikov, 1963 ; *Ostertamia* Dikov, 1963 ; *Paramecistocirrus* Roetti, 1941 ; *Rinadia* Grigorian, 1951 ; *Sarwaria* Drozd, 1965 ; *Skrjabinagia* (Kassimov, 1942) Altaev, 1952 (= *Sjobergia* Sarwar, 1956) ; *Spiculopte-ragia* Orloff, 1933 (= *Altaevia* Sarwar, 1957) ; *Teladorsagia* Andreeva et Satubaldin, 1953 (= *Stadelmannia* Sarwar, 1956).

— *Trichostrongylinae* Leiper, 1912.

Trichostrongylidae avec capsule buccale faible, ou sans capsule buccale. Absence de vésicule céphalique. Synlophe présent et peu différencié, ou absent, Bourse caudale avec côte 2 petite, côte 3 puissante et écart entre les côtes 2 et 3 très grand.

Parasites de Rongeurs anciens du nouveau monde, d'Oiseaux, de Ruminants et de Lagomorphes dans le monde entier.

• Genre-type : *Trichostrongylus* Looss, 1905 (= *Buckleya* Sarwar, 1956, = *Cobbostrongylus* Sarwar, 1956, = *Gilesia* Sarwar, 1956).

• Autres genres : *Graphidioides* Cameron, 1923 ; *Travassosius* Khalil, 1922.

— *Haemonchinae* (Skrjabin et Schulz, 1937, tribu) Skrjabin et Schulz, 1952.

Trichostrongylidae sans capsule buccale, mais avec présence de la formation néodonte. Synopse peu différencié. Lobe dorsal réduit.

Parasites de Ruminants, essentiellement de l'ancien monde.

• Genre-type : *Haemonchus* Cobb, 1898.

• Autres genres : *Ashworthius* Le Roux, 1930 ; *Biogastranema* Rohrbacher et Ehrenford, 1954 ; *Boehmiella* (5) Gebauer, 1932 ; *Leiperiatus* Sandground, 1930 ; *Mecistocirrus* Railliet et Henry, 1912.

Bibliographie

- CHABAUD (A.-G.), 1960. — Remarques sur la systématique des Nématodes *Trichostrongyloidea*. *Bull. Soc. Zool. France*, 84, 473-483.
- DURETTE-DESSET (M.-C.), 1971. — Essai de classification des Nématodes Héligmosomes. Corrélations avec la paléobiogéographie des hôtes. *Mém. Mus. nat. Hist. nat.*, n. sér., sér. A, *Zool.*, 49, 126 p.
- DURETTE-DESSET (M.-C.). — Nouvelles données morphologiques sur des Nématodes Trichostrongyloïdes des collections du Muséum National d'Histoire Naturelle des Etats-Unis. *Bull. mus. nat. Hist. nat.* (sous presse).
- DURETTE-DESSET (M.-C.), CHABAUD (A.-G.) et CASSONE (J.), 1977. — Neuf Nématodes Trichostrongyloïdes (dont sept nouveaux) coparasites d'un Fourmilier brésilien. *Bull. Mus. nat. Hist. nat. n. sér., sér. A, Zool.*, 293, 133-158.
- DURETTE-DESSET (M.-C.) et DENKE (M.). — Description de nouveaux Nématodes parasites d'un Lièvre africain et compléments à l'étude morphologique de quelques Trichostrongylidae. *Bull. Mus. nat. Hist. nat.* (sous presse).
- DURETTE-DESSET (M.-C.) et PINTO (M.). — Nouvelles données morphologiques sur des Nématodes Trichostrongyloïdes des collections de l'Institut Oswaldo Cruz. *Bull. Mus. nat. Hist. nat.* (sous presse).
- INGLIS (W.G.), 1968. — The geographical and evolutionary relationships of Australian trichostrongyloid parasites and their hosts. *J. Linn. Soc. (Zool.)*, 47, 327-347.
- MAWSON (P.M.), 1961. — Trichostrongyles from Rodents in Queensland, with comments on the genus *Longistriata* (Nematoda : Heligmosomatidae). *Austr. J. Zool.*, 9, 791-826.
- SKRJABIN (K. I.), SCHIKHOBALOWA (N. P.) et SCHULZ (R. S.), 1954. — *Osnovy nematologii*. III. Trikhosstrongylydy zhivotnykh i cheloveka, 683 p.
- SKRJABIN (K. I.), SCHIKHOBALOWA (N. P.) et SCHULZ (R. S.), 1954. — *Osnovy nematologii*. IV. Diktiokaulidy, Geligmozomatidy i Ollulanidy zhivotnykh, 323 p.
- TRAVASSOS (L.), 1921. — Contribuições para o conhecimento da fauna helmintológica brasileira. XIII. Ensaio monografico da familia *Trichostrongylidae* Leiper, 1909. *Mem. Inst. Oswaldo Cruz*, 13, 1-135.
- TRAVASSOS (L.), 1937. — Revisao da familia *Trichostrongylidae* Leiper, 1912. *Monogr. Inst. Oswaldo Cruz*, 1, 512 p.

(5) Le cas de *Boehmiella* sera traité dans une note particulière. Ce genre paraît avoir suivi une direction évolutive très comparable à celle des *Haemonchinae*. L'évolution céphalique y est poussée très loin et l'on ne peut donc considérer *Boehmiella* comme un ancêtre des *Haemonchinae*, mais plutôt comme une petite lignée autonome.