LE GENRE *ONCHOCERCA* : HYPOTHÈSES SUR SON ÉVOLUTION ET CLÉ DICHOTOMIQUE DES ESPÈCES.

O. BAIN*

RÉSUMÉ. Un arbre phylétique et une clé dichotomique des espèces du genre *Onchocerca* sont proposés.

L'origine du genre et son évolution principale paraissent s'être effectuées en Afrique, où se trouvent l'espèce la plus primitive (*O. raillieti*, chez l'âne domestique) et le plus grand nombre d'espèces (la moitié des 24 représentants du genre).

Cette évolution semble s'être déroulée à une période géologique relativement moderne, correspondant peut-être à l'établissement des Équidés en Afrique, au Pleistocène.

L'espèce humaine, *O. volvulus*, se rattache à une petite lignée d'*Onchocercus* de Bovidés africains de savane, très évoluée morphologiquement et biologiquement (musculature atrophiée et hypoderme hypertrophié chez la ♀, localisation intranodulaire). *O. volvulus* apparaît comme un parasite encore assez mal adapté à l'homme (microfilaires mal tolérées).

The genus *Onchocerca* : hypothesis on its evolution and a key to the species.

SUMMARY. A phylogenetic tree and a dichotomic key to the species in the genus *Onchocerca* are proposed. The origin and principal evolution have taken place in Africa where the most primitive species (*O. raillieti* in the donkey) and the greatest number of species (half of the 24 representatives of the genus) occur. This evolution apparently took place in a relatively recent geological period, corresponding perhaps to the establishment of the Equidae in Africa during the Pleistocene.

The species in humans, *O. volvulus*, belongs to a small line of *Onchocerca* in African Bovidae of the Savanna which is morphologically highly evolved (musculature atrophied and hypodermis hypertrophied in the female, intranodular location). *O. volvulus* appears to be a parasite which is still not well adapted to man (microfilariae not well tolerated).

La connaissance des *Onchocercus* a bien progressé depuis une dizaine d'années ; cela tient en bonne partie au fait qu'on dispose d'une technique simple et bon marché (digestion pepsique du matériel fixé à l'alcool 70°) pour obtenir des spécimens entiers, même lorsqu'il s'agit de femelles atteignant 1 m de long. La morphologie du ver peut donc être étudiée aussi soigneusement et complètement que pour n'importe quel Nématode.

---

* Laboratoire de Zoologie-Vers, associé au CNRS, Muséum national d'Histoire naturelle, 61, rue Buffon, F75231 Paris Cedex 05.

Accepté le 20 février 1981.

Une grande diversité de caractères peut ainsi être utilisée pour distinguer et définir les espèces. Certains d'entre eux ont une valeur phylétique et il devient possible d'envisager d'établir une histoire évolutive des Onchocercques, bien que l'on connaisse certainement peu d'espèces par rapport à celles qui existent réellement, la difficulté de trouver les adultes, quand ils ne sont pas dans des nodules, restant un obstacle important à la connaissance du genre.

Analyse morphologique

Les caractères utilisés pour apprécier l'évolution du genre *Onchocerca* sont les suivants :

1. Les papilles cloacales du mâle : il existe initialement 21 papilles disposées suivant le type Spiruride primitif : 1 papille impaire précloacale, 4 paires précloacales, 2 paires postcloacales et 4 paires terminales (cf. Chabaud et Petter, 1961) (*fig. 2A*). Par la suite, les papilles tendent à se regrouper autour du cloaque et les papilles les plus antérieures et les plus postérieures s'atrophient et disparaissent.
2. La vulve : chez la forme infestante, l'ébauche génitale femelle est peu éloignée de l'anneau nerveux (Bain et Petit, 1978 ; Bain, 1979) ; une vulve antérieure chez l'adulte est donc un caractère primitif ; elle tend à migrer en arrière, à hauteur de l'extrémité postérieure de l'œsophage.
3. L'œsophage : il est gros et nettement divisé en portion musculaire et glandulaire chez les formes primitives, plus mince et non divisé chez les formes évoluées (*fig. 1A ; fig. 5B*).
4. L'appareil sensoriel céphalique : l'évolution se manifeste par la migration des 4 papilles céphaliques vers l'axe latéral et des 4 papilles labiales externes vers l'axe médian (*fig. 1C et 7C, in* Bain, 1975).
5. Le fourreau épithélio-musculaire de la femelle : les tendances évolutives de ce caractère sont l'atrophie de la musculature, l'hypertrophie de l'hypoderme et principalement des cordes latérales, l'asymétrie liée à la torsion spiralee du ver femelle (Bain et Beveridge, 1979).
6. La cuticule de la femelle : comme chez les autres Nématodes Phasmiidiens, la cuticule joue le rôle d'un exosquelette. Dans le cas des femelles d'onchocercques, dont le corps est très long, l'exosquelette tend à être particulièrement résistant. La cuticule est épaissie et divisée en deux couches. La couche externe se renforce par des épaississements transversaux, qui sont de simples ondulations (*fig. 1F*), ou des côtes bien délimitées (*fig. 1E*), formant des demi-anneaux interrompus sur les faces latérales ; les côtes ont tendance à être de plus en plus sinueuse (*fig. 4C et D*). La couche interne est découpée transversalement par des stries (*fig. 1E*), assurant ainsi la souplesse de l'exosquelette.
7. Les microfilières : elles ont à l'échelle spécifique une valeur très sûre, quoique délicate à manier, en raison de la variabilité des mensurations dues à la diversité des

techniques utilisées. Par contre, elles n'ont pas de valeur phylétique, pas plus que la nature des vecteurs (*Simulies* ou *Culicoides*), parfois différents pour des espèces proches.

8. Les spicules : ils n'ont également qu'une valeur spécifique. Le spicule droit se termine par une partie renflée, la spatule, dont la forme varie (*fig. 3A à D*), et qui fait sur la face dorsale une saillie plus ou moins marquée, le talon. Les dimensions des spicules ont souvent une valeur spécifique peu sûre, car elles peuvent varier fortement pour une espèce donnée (par exemple, *O. reticulata* Diesing, 1841).

Classification des espèces

a) Parmi les 24 espèces suffisamment connues, une seule présente des caractères morphologiques franchement primitifs ; il s'agit d'*O. raillieti* Bain et coll., 1976, parasite de l'âne domestique en différentes régions d'Afrique.

b) L'espèce du dromadaire, *O. fasciata* Railliet et Henry, 1910, présente de l'Afrique au Pakistan, reste relativement proche de *raillieti*, mais sa cuticule est plus complexe (Bain et Nasher, 1981).

c) Un groupe de 3 espèces, *O. reticulata* Diesing, 1841, *O. cervicalis* Railliet et Henry, 1910, et *O. bohmi* (Supperer, 1953), parasites du cheval domestique, particulièrement en Europe, conserve également une morphologie assez primitive et, en particulier, une vulve bien antérieure.

d) L'espèce parasite de Suidé en Malaisie, *O. dewittei* Bain et coll., 1977, est également de type assez primitif, mais avec un œsophage déjà nettement atrophié (*fig. 5B*).

e) Enfin, le groupe *O. sonini* Bain et coll., 1978, *O. lerouxi* Bain et coll., 1978, et *O. beaveri* Bain et coll., 1978, parasite des Bovidae de forêt d'Afrique Centrale, constitue le dernier groupe conservant des éléments morphologiques proches de *raillieti*, tels que vulve antérieure et œsophage bien divisé (*fig. 5A*).

f) En Afrique également, mais, cette fois, réparties dans les savanes et encerclant le bloc forestier congolais, existent chez les Bovidae toute une série d'espèces homogènes, qui vivent dans des nodules et ont une morphologie nettement plus évoluée (œsophage à différenciation glandulaire à peine marquée, hypoderme hypertrophié, musculature atrophiée) (*fig. 13A*).

Deux espèces se trouvent chez les Bovins domestiques : *O. ochengi* Bwagamoi, 1969, dans le derme, et *O. dukei* Bain et coll., 1974, dans le conjonctif sous-cutané et périmusculaire.

Deux autres espèces viennent d'être découvertes chez des Bovidae sauvages, *O. schulzkeyi* Denké et coll., 1981, chez *Hippotragus equinus*, et *O. hamoni* Denké et coll.,

1981, chez *Kobus (Adenota) kob*; toutes deux sont un peu plus spécialisées que les précédentes.

L'espèce humaine, *O. volvulus* (Leuckart, 1893), également évoluée, ressemble par là aux espèces de Bovidae sauvages, mais elle semble devoir être rattachée en fait à *O. ochengi*, en raison de la similitude des microfilaires.

g) En Asie et Australie se trouvent deux autres espèces nodulaires : *O. cebei* Galliard, 1937 (= *O. sweetae* Spratt et Moorhouse, 1976)¹, dans le derme du Bubale, qui semble être vicariant d'*O. ochengi*, et *O. gibsoni* Cleland et Johnston, 1910, dans le conjonctif sous-cutané et périmusculaire de *Bos taurus* et *B. indicus*, qui semble être vicariant d'*O. dukei*.

h) Les Bovins domestiques, en Afrique et en Asie, hébergent *O. armillata* Railliet et Henry, 1909, espèce atypique, qui présente un mélange de caractères primitifs et évolués.

i) Ils hébergent également, en Europe principalement, mais aussi dans diverses régions du monde, un groupe formé par *O. lienalis* Stiles, 1892, et *O. gutturosa* Neumann, 1910, primitifs par la vulve antérieure, mais relativement évolués pour les autres caractères (œsophage mince, atrophie des papilles cloacales assez marquée, migration des papilles céphaliques et labiales).

j) Le peuplement en Onchocerques des Cervidés européens paraît être également polyphylétique, avec, d'une part, *O. flexuosa* (Wedl, 1856), espèce très originale, mais conservant cependant des éléments primitifs (grand œsophage divisé, vulve antérieure), et le groupe *O. jakutensis* (Gubanov, 1964) (= *O. tubingensis* Bain et Schulz-Key, 1974)¹, *O. tarsicola* Bain et Schulz-Key, 1974, et *O. garmsi* Bain et Schulz-Key, 1976, bien spécialisé (par exemple, vulve très éloignée de l'anneau nerveux) (fig. 9B, C, D).

k) La dernière espèce, *O. cervipedis* Wehr et Dikmans, 1935, parasite de Cervidés néarctiques, a un œsophage grêle et une vulve le plus souvent postœsophagienne (Wehr et Dikmans, 1977) et paraît dériver du groupe précédent.

Conclusions phylétiques

L'arbre phylétique proposé (fig. 18), en s'appuyant sur ces données, est donc d'un type assez particulier, car il semble déterminé par la répartition géographique des parasites plutôt que par la place zoologique des hôtes. Ainsi, les Suidés et les

1. La mise en synonymie de *sweetae* et de *cebei* est restée longtemps en suspens car le matériel type de *cebei* semble perdu, et sa description originale fait mention de papilles nettement pré-cloacales qui n'existent pas chez *sweetae*.

Les données récentes (BAIN et coll., 1980) montrant que des spécimens identifiables à *sweetae* existent en Inde et à Bangkok chez le Buffle domestique, font que l'existence d'une espèce distincte chez le même animal au Tonkin est très peu vraisemblable. Nous acceptons donc la synonymie.

2. L'unique caractère différentiel précédemment utilisé pour séparer *jakutensis* et *tubingensis* était la taille du spicule gauche (BAIN et SCHULZ-KEY, 1974).

Camélidés, dont les représentants modernes sont apparus bien avant ceux des Équidés, n'hébergent pas les onchocercs les plus primitives.

La naissance du genre et son évolution principale paraissent s'être effectuées en Afrique, où se trouvent l'espèce la plus primitive et le plus grand nombre d'espèces ; elle semble s'être déroulée à une période géologique relativement très moderne, correspondant peut-être à l'établissement des Équidés en Afrique, au Pléistocène.

Hypothèses épidémiologiques tirées de la phylogénie

Les conclusions épidémiologiques que l'on pourrait tirer de cet arbre phylétique sont les suivantes :

1 — Le genre *Onchocerca* est un genre moderne, en cours de spéciation, et on doit s'attendre à découvrir encore de très nombreuses espèces.

2 — L'espèce humaine, *O. volvulus*, est extrêmement proche de certaines espèces connues chez les Bovidae africains de savanes, et, en particulier, d'*O. ochengi*. Il faut la considérer comme un parasite encore relativement mal adapté à l'homme, ce qui explique vraisemblablement pourquoi les microfilaires sont aussi mal tolérées.

3 — Cependant, il ne semble pas que le nodule soit assimilable à une réaction de défense de l'organisme vis-à-vis d'un parasite mal toléré. *O. volvulus* et les autres formes nodulaires de Bovidés constituent une petite lignée homogène, dont le fourreau épithélio-musculaire est très spécialisé, et les espèces morphologiquement plus primitives dont elles dérivent ne se développent pas dans des nodules.

Le nodule apparaît donc comme une formation induite par ces espèces d'onchocercs, et favorable à leur développement, car, comme l'indiquaient Railliet et Henry, 1910, les onchocercs sont fondamentalement des parasites des tissus conjonctifs.

4 — L'existence de petits foyers d'onchocercose humaine dans des régions très isolées telles que l'Amazonie pouvait inciter à rechercher l'existence de réservoirs animaux dans ces régions.

La phylogénie des onchocercs ne paraît pas favorable à cette hypothèse.

En effet, d'une façon générale, dans l'évolution d'une lignée, le pouvoir adaptatif et la faculté de spéciation du parasite par capture d'un nouvel hôte s'observe le plus souvent près de son lieu d'origine (cf., par exemple, le genre *Heligmosomum*, Trichostrongylide d'Arvicolidae, étudié par Durette-Desset, 1967).

Dans le cas des onchocercs, il serait étonnant qu'une spéciation d'un parasite chez l'homme ait lieu en dehors de l'Afrique, centre d'évolution et de dispersion du genre. L'hypothèse la plus logique est donc un isolement récent de l'onchocercue humaine en Amérique ; mais ces 3 siècles d'isolement sont largement suffisants pour permettre la réalisation de phénomènes de subséciation (cf., par exemple, les cas de subséciations observés avec le genre *Heligmosomoides* par Durette-Desset et coll., 1972).

CLÉ DES ESPÈCES.

- 1 - (10) Œsophage > 2 mm de long¹ et portion glandulaire nettement différenciée, plus épaisse que la portion musculaire. (fig. 1A).
 2 - (9) Distance vulve-tête inférieure ou égale au double de la distance anneau nerveux-tête (fig. 1A).
 Microfilaire dépourvue de cou étroit en arrière de la tête (fig. 1B et C).

FIG. 1. — A : *O. cervicalis*, ♀, région antérieure, vue latérale ; B : *idem*, microfilaire ; C : *O. reticulata*, microfilaire ; D à G, cuticule ♀, vue latérale (éch. : 100 µm) ; D : *O. raillieti* ; E : *O. cervicalis* ; F : *O. flexuosa* ; G : *O. reticulata*.

1. Chez *O. cervicalis*, quelques rares spécimens ont un œsophage légèrement inférieur à 2 mm de long.

- 3 - (4) Couche externe de la cuticule ♀ sans côtes ni ondulations transversales (fig. 1D).

Dix paires de papilles caudales, disposées suivant le type spiruride (4 paires précloacales, 2 paires postcloacales, groupe terminal de 4 paires plus les phasmides près de la 9^e paire) (fig. 2A).

Cuticule de la ♀ épaisse avec rides longitudinales externes et stries internes très nettes.

Spicules longs (gauche 440-500 μm ; droit : 150-170 μm).

Microfilaire longue de 180-215 μm sur 4 μm de large.

Parasite sous-cutané de l'âne domestique *Equus asinus*, en Afrique.

O. raillieti Bain, Muller, Khamis, Guilhon, Schillhorn van Veen, 1976.

- 4 - (3) Couche externe de la cuticule ♀ avec côtes (fig. 1E et G) ou avec ondulations transversales (fig. 1F).

Moins de dix paires de papilles caudales, celles-ci non disposées suivant le type Spiruride (fig. 2B, C, D).

- 5 - (8) Cuticule ♀ avec côtes.

Paires de papilles caudales précloacales présentes.

- 6 - (7) Côtes aussi larges que les intercôtes et non sinueuses (fig. 1G).

Une strie par intercôte.

Six paires de papilles volumineuses régulièrement alignées de part et d'autre de la région cloacale ; groupe terminal réduit à une petite paire de papilles (fig. 2B).

Microfilaire à long filament caudal (fig. 1C).

FIG. 2. — Queue ♂, vue ventrale ; A : *O. raillieti* ; B : *O. reticulata* ; C : *O. cervicalis* ; D : *O. flexuosa*

Enroulement du corps de la ♀ en ressort.

Spicule gauche long de 200 à 340 μm ¹.

Spicule droit long de 120-145 μm , à talon peu marqué (fig. 3A).

Microfilaire longue de 310-395 μm sur 6-7 μm de large².

Parasite du ligament suspenseur du boulet chez le cheval domestique, *Equus caballus*, en Europe, Amérique du Nord, Asie, Australie...

O. reticulata Diesing, 1841,

- 7 - (6) Côtes plus étroites que les intercôtes et sinueuses sur les faces latérales (fig. 1E).

Trois stries par intercôte.

Cinq paires de papilles non volumineuses dans la région cloacale disposées irrégulièrement (un groupe de 4 paires et une paire nettement plus antérieure) ; groupe terminal de 3 paires de papilles (fig. 2C).

Microfilaire à queue courte (fig. 1B).

FIG. 3. — A à D, spicule droit ; A : *O. reticulata* ; B : *O. cervicalis* ; C : *O. flexuosa* ; D : *O. armillata* ; E : spicule gauche d'*O. armillata*.

1. Pour les espèces anciennement connues, les dimensions données pour les spicules sont celles que nous avons observées ; elles n'ont qu'une valeur indicative et ne donnent pas les longueurs extrêmes qui ont pu être observées par les divers auteurs.

2. Les dimensions des microfilières sont prises à frais (immobilisation à la chaleur) ou, quand cela n'est pas possible, sur les microfilières utérines mûres situées près de la vulve des ♀ fixées.

Spicule gauche long de 340 à 380 μm .

Spicule droit long de 100-125 μm , à talon formant un angle droit (fig. 3B).

Microfilaire longue de 210-250 μm sur 4-5 μm de large.

Parasite du ligament cervical du cheval domestique *Equus caballus*, en Europe, Amérique du Nord, Amérique du Sud, Asie, Australie...

O. cervicalis Railliet et Henry, 1910.

- 8 - (5) Cuticule ♀ sans côtes mais avec alternance régulière d'une grande et de deux petites ondulations transversales (fig. 1F).

Pas de paires de papilles caudales en avant du cloaque (fig. 2D).

Dimensions très grandes de l'œsophage (♀ : 7-10 mm ; ♂ : 4-7 mm), de la queue (♀ : 700-1500 μm ; ♂ : 400-500 μm), des spicules (gauche : 600-900 μm ; droit : 200-270 μm).

Spicule droit à crochet très puissant (fig. 3C).

Microfilaire longue de 220-245 μm sur 4-4, 4 μm de large.

FIG. 4. — *O. armillata* ; A : région antérieure ♀, vue latérale ; B : microfilaire ; C et D : cuticule ♀, vue latérale, respectivement au milieu du corps et à 4 cm de la tête ; E : queue ♂.

Parasite sous-cutané dorsal intranodulaire du Cerf, *Cervus elaphus*, en Europe.

O. flexuosa (Wedl, 1856).

- 9 - (2) Distance vulve-tête égale au triple de la distance anneau nerveux-tête (fig. 4A).

Microfilaire avec cou étroit en arrière de la tête (fig. 4B).

Corps de la ♀ très large (500 μm) aux circonvolutions situées dans un seul plan.

Côtes très ondulées sur les faces latérales.

Deux stries par intercôte et une strie par côte (fig. 4D).

FIG. 5. — A : *O. lerouxi* ♀, région antérieure ; B : *O. dewittei*, ♀, *idem* ; C : *O. sonini*, microfilaire ; D : *O. bohmi*, microfilaire ; E : *O. bohmi*, ♀, région antérieure (D et E, in Supperer, 1953).

Paires de papilles caudales alignées presque régulièrement, sans séparation entre le groupe cloacal et le groupe terminal (fig. 4E).

Spicule gauche long de 300 μm en moyenne à manche court et à lame épaisse (fig. 3E).

Spicule droit long de 140 μm en moyenne, au talon formant un angle droit (fig. 3D).

Microfilaire longue de 305-360 μm sur 5-6 μm de large.

Parasite de la paroi de l'aorte des Bovins, *Bos taurus*, *B. indicus* et *Bubalus bubalis*, en Afrique, en Inde et en Asie du Sud-Est, plus rarement des Caprins et Ovins domestiques en Inde.

O. armillata Railliet et Henry, 1909.

10 - (1) Œsophage < 2 mm, divisé (fig. 5A) ou non divisé (fig. 5B).

11 - (18) Œsophage $\geq$ 1 mm et à portion glandulaire nettement différenciée dans les deux sexes.

Distance vulve-tête double ou triple de la distance anneau nerveux-tête.

Groupe terminal de papilles caudales de 3-4 paires (fig. 6).

12 - (13) Côtes très saillantes, très ondulées et coudées ou bifurquées sur les faces latérales (fig. 7A).

Corps de la ♀ épais (400-475 μm).

♂ de grande taille (9 cm).

FIG. 6. — Queue ♂, vue ventrale ; A : *O. sonini* ; B : *O. fasciata* ; C : *O. beaveri* ; D : *O. lerouxi*.

FIG. 7. — A à C, cuticule ♀, vue latérale; A : *O. fasciata*; B : *O. beaveri*; C : *O. sonini*; D : *O. sonini* ♀, coupe transversale du corps; E : *O. bohmi*, cuticule ♀; F : *O. dewittei*, cuticule ♀, vue latérale.

Huit ou neuf paires de papilles caudales, dont la 10^e paire bien visible ; pas de paire de papilles médioventrales post-cloacales (fig. 6B).

Spicules gauche et droit longs en moyenne de 350 µm et 120 µm.

Microfiliaire longue de 235-260 µm sur 3, 5-3,6 µm de large.

Parasite sous-cutané de la tête et du cou, plus rarement à la base de la queue, chez le dromadaire, *Camelus dromedarius*, de l'Afrique au Pakistan.

O. fasciata Railliet et Henry, 1910.

- 13 - (12) Côtes peu saillantes, droites ou à peine ondulées et ni coudées ni bifurquées sur les faces latérales (fig. 7B).

Corps de la ♀ moins épais (250-325 µm).

♂ petit (< 3 cm).

- 14 - (15) Trois stries par intercôte (fig. 7B).

Région cloacale avec 5-6 paires de papilles groupées (fig. 6C).

Spicule gauche long de 250 µm.

Spicule droit long de 85 µm, au talon très peu marqué.

Microfiliaire longue de 248-262 µm sur 3,5 µm de large.

Parasite des ligaments de l'articulation axis-atlas chez un Céphalophe, *Cephalophus monticola*, en forêt équatoriale africaine (Gabon).

O. beaveri Bain, Chabaud, Landau, 1978.

- 15 - (14) Quatre stries par intercôte (*fig. 7C*).

Région cloacale avec moins de 5 paires de papilles groupées (*fig. 6D*) ou avec papilles espacées (*fig. 6A*).

- 16 - (17) Une ou deux paires de papilles nettement antérieures au cloaque (*fig. 6A*).
Microfilaire à capuchon céphalique cuticulaire (*fig. 5C*) et à région antérieure très amincie.

Pas de torsion spiralée du corps de la ♀ autour de l'axe longitudinal.

Cuticule ♀ épaisse et musculature épaisse (*fig. 7D*).

Spicule gauche long de 180-213 μm .

Spicule droit long de 88-98 μm à talon peu marqué.

Microfilaire longue de 235 μm sur 7 μm de large.

Parasite du conjonctif sous-cutané des métacarpes et métatarses chez un Céphalophe, *Cephalophus nigrifrons*, en forêt équatoriale africaine (Gabon).

O. sonini Bain, Chabaud, Landau, 1978.

- 17 - (16) Pas de papilles nettement antérieures au cloaque (*fig. 6D*).

Microfilaire sans capuchon céphalique cuticulaire et à région antérieure à peine amincie.

Torsion spiralée du corps de la ♀ autour de l'axe longitudinal.

Cuticule de la ♀ 2 à 3 fois moins épaisse.

Spicule gauche long de 270 μm .

Spicule droit long de 90 μm , au talon formant un angle droit.

Microfilaire longue de 255-290 μm sur 3-3,5 μm de large.

Parasite des aponévroses des muscles du thorax, de l'abdomen et des cuisses d'un Céphalophe, *C. nigrifrons*, en forêt équatoriale africaine (Gabon).

O. lerouxi Bain, Chabaud, Landau, 1978.

- 18 - (11) Œsophage n'ayant pas à la fois les deux caractères précédents.

- 19 - (20) Microfilaire à long filament caudal (*fig. 5D*).

Couche externe de la cuticule ♀ sans côtes ni ondulations transversales (*fig. 7E*).

Renflement cervical chez la ♀.

Distance vulve-tête égale au double de la distance anneau nerveux-tête (*fig. 5E*).

Spicule gauche long de 275-300 μm .

Spicule droit long de 95-100 μm , à talon saillant¹.

Microfilaire longue de 300-330 μm sur 6-7 μm de large².

1. D'après Supperer, 1953.

2. *Ibid.*

Parasite de la paroi des artères et des veines des métacarpes et métatarses du cheval domestique, *E. caballus*, en Europe.

O. bohmi (Supperer, 1953).

20 - (19) Microfilaire à filament caudal court.

21 - (22) Cuticule de la ♀ avec côtes se chevauchant sur les faces latérales (fig. 7F).

Côtes rectilignes ; couche interne de la cuticule sans stries.

Région antérieure de la ♀ très mince.

Renflement cervical présent (fig. 5B).

Spicule gauche long de 215-250 μm .

Spicule droit long de 80-85 μm , au talon formant un angle droit.

Microfilaire longue de 228-247 μm et large de 6,5 μm .

Parasite dans le conjonctif sous-cutané et les tendons des métacarpes et métatarses du sanglier, *Sus scrofa jubatus*, en Asie du Sud-Est (Malaisie).

O. dewittei Bain, Ramachandran, Petter et Mak, 1977.

22 - (21) Cuticule de la ♀ avec côtes ne se chevauchant pas sur les faces latérales.

23 - (24) Intercôtes très étroites, donnant l'aspect d'une cuticule striée (fig. 8A).

Région antérieure de la ♀ épaisse (fig. 9A).

Renflement cervical plus ou moins net.

Vulve le plus souvent à la fin, rarement à mi-hauteur, de l'œsophage.

Spicule gauche long de 225-245 μm .

Spicule droit long de 105-112 μm .

Microfilaire longue de 224 μm sur 6 μm de large¹.

Parasite sous-cutané des métacarpes et métatarses et des oreilles de Cervidés, *Odocoileus* sp. p., en Amérique du Nord.

O. cervipedis Wehr et Dikmans, 1935.

FIG. 8. — Cuticule ♀, vue latérale ; A : *O. cervipedis* ; B : *O. guttuosa* ; C : *O. lienalis*, région postérieure ; D : *O. lienalis*, torsion du corps.

1. D'après Hibler, 1965.

FIG. 9. — Région antérieure ♀, vue latérale; A : *O. cervipedis* ; B : *O. jakutensis* ; C : *O. garmsi* ; D : *O. tarsicola*.

- 24 - (23) Intercôtes larges.
- 25 - (34) Musculature ♀ développée et cordes latérales étroites.
- 26 - (29) Distance vulve-tête égale à deux-trois fois la distance anneau nerveux-tête.
- 27 - (28) Côtes très saillantes, souvent bifurquées près du plan latéral, sinueuses sur les faces latérales.

Quatre stries par intercôtes, parfois plus (fig. 8B).

Couche externe de la cuticule ♀ sans rides longitudinales (fig. 10A).

Ailes latérodorsales chez la ♀.

Pas de torsion spiralée du corps de la ♀ autour de l'axe longitudinal.

Région caudale de la ♀ en général très enroulée (fig. 11A).

Queue du ♂ avec un groupe cloacal de 3-4 paires et un groupe terminal de 3 paires, la 9^e transformée en pointe cuticulaire (fig. 12A).

Spicule gauche long de 270-290 μm.

Spicule droit long de 85 μm.

Microfilaire longue de 225-270 μm sur 3,7-4 μm de large (fig. 10B).

Parasite du ligament cervical, de la scapula, du trochanter et du grasset chez les Bovins, *Bos taurus* et *Bos indicus* dans le monde entier.

O. gutturosa Neumann, 1910.

FIG. 10. — A et B : *O. gutturosa*, coupe transversale du corps ♀ et microfilaire ; C et D : *O. lienalis*, idem et idem.

FIG. 11. — Région caudale ♀, vue latérale ; A : *O. gutturosa* ; B : *O. garmsi* ; C : *O. tarsicola*.

28 - (27) Côtes faiblement marquées sauf dans la région postérieure ; à ce niveau côtes très sinueuses sur les faces médianes et latérales (fig. 8C). et non bifurquées.

Deux stries par intercôtes.

Couche externe de la cuticule ♀ avec rides longitudinales (fig. 10C).

Pas d'ailes chez la ♀.

Torsion spiralee du corps de la ♀ autour de l'axe longitudinal (fig. 8D).

Queue du ♂ avec un groupe cloacal de 3-4 paires de papilles et un groupe terminal de 4 paires normales.

Spicule gauche long de 220 µm.

Spicule droit long de 75 µm.

Microfilaire longue de 225-270 µm et large de 4,9-5,3 µm (fig. 10D).

Parasite du ligament gastrosplénique des Bovins, *Bos taurus* et *Bos indicus*, en Europe, Amérique, Asie, Australie ; inconnu en Afrique.

O. lienalis Stiles, 1892.

29 - (26) Distance vulve-tête supérieure à 4 fois la distance anneau nerveux-tête (fig. 9B, C, D).

30 - (31) Œsophage divisé et très court (600 μ m-750 μ m) (fig. 9B).

Côtes saillantes, un peu ondulées, souvent bifurquées sur les faces latérales.

Trois stries par intercôte.

Neuvième paire de papilles caudales transformée en petits tubercules ; dixième paire absente (fig. 12B).

Spicule gauche long de 270-310 μ m.

Spicule droit long de 100-110 μ m.

Microfilaire longue de 248-295 μ m et large de 5,8-6,5 μ m à tête trapézoïdale ou arrondie-oblique suivant l'orientation.

FIG. 12. — A et B, queue ; A : *O. gutturosa* ; B : *O. jakutensis* ; C et D, microfilaires ; C : *O. tarsicola* ; D : *O. garmsi*.

Parasite sous-cutané dorsal intranodulaire du cerf *Cervus elaphus*, en Europe.

O. jakutensis (Gubanov, 1964) (= *O. turingensis* Bain et Schulz-Key, 1974).

31 - (30) Œsophage non divisé long de plus d'1 mm.

32 - (33) Microfilaire très épaisse (10-12 μm) et dépourvue de cou (fig. 12C).

♀ à région antérieure mince (100 μm) (fig. 9D) et à queue cylindrique (fig. 11C).

Côtes saillantes, non bifurquées sur les faces latérales.

Quatre stries par intercôtes.

Spicule gauche long de 200-250 μm .

Spicule droit long de 95-130 μm .

Microfilaire longue de 400-430 μm .

Parasite sous-cutané au niveau des articulations radio-carpale et tibio-tarsale du Cerf, *Cervus elaphus*, du Renne, *Rangifer tarandus*, en Europe.

O. tarsicola Bain et Schulz-Key, 1974.

FIG. 13. — A : *O. volvulus*, ♀, coupe transversale du corps ; B et C, région antérieure ♀ de *O. schulzkeyi* et *O. hamoni*.

33 - (32) Microfilaire moins épaisse (7,5-8,5 μm) pourvue d'un cou (fig. 12D).

♀ à région antérieure épaisse (180 μm) (fig. 9C) et à queue conique (fig. 11B)

♀ à région antérieure épaisse (180 μm) (fig. 9C) et à queue conique (fig. 11B).

Côtes saillantes, non bifurquées sur les faces latérales.

Trois stries par intercôtes.

♂ inconnu.

Microfilaire longue de 287-330 μm .

Parasite du conjonctif sous-cutané ventral du Cerf, *Cervus elaphus*, en Europe.

O. garmsi Bain et Schulz-Key, 1976.

- 34 - (25) Musculature ♀ atrophiée et cordes latérales très larges (égales ou supérieures aux champs musculaires) (fig. 13A).

Vers enroulés à l'intérieur de nodules.

- 35 - (40) Cuticule ♀ lisse ou ondulée, suivant les portions du corps observées mais pas de côtes (fig. 14A, B).

FIG. 14. — Cuticule ♀, vue latérale; A : *O. ochengi*; B : *O. schulzkeyi*; C : *O. dukei*; D : *O. volvulus*; E et F : *O. gibsoni*; G : *O. sweetae*.

- 36 - (37) Microfilaire épaisse de 6-7 μm à tête trapézoïdale ou arrondie-oblique suivant l'orientation (fig. 15A).

Onchocercue de petite taille (20 cm pour la ♀).

Cuticule ♀ mince (5 à 12 μm).

Spicule gauche long de 190-220 μm .

Spicule droit long de 70-90 μm , à talon très saillant formant un angle aigu, et parfois orné d'aspérités cuticulaires (fig. 17A).

Parasite intradermique ventral des Bovins, *Bos taurus* et *B. indicus* en Afrique.

O. ochengi Bwangamoi, 1969.

- 37 - (36) Microfilaire d'épaisseur inférieure ou égale à 5 μm .

- 38 - (39) Extrémité antérieure de la ♀ mince et non enroulée sur une distance de 5 cm (fig. 13B).

♀ longue de 100 cm.

Cuticule ♀ épaisse (25-30 μm), à rides longitudinales externes (fig. 14B).

Spicule gauche long de 180-200 μm .

Spicule droit long de 76-80 μm , au talon formant un angle droit et à la spatule très courte (fig. 17B).

Microfilaire longue de 225-265 μm sur 3,5-4 μm de large.

Parasite intradermique ventral d'un Bovidé, *Hippotragus equinus*, en savane africaine (Togo).

O. schulzkeyi Denké et Bain, 1981.

FIG. 15. — Microfilaire ; A : *O. ochengi* ; B : *O. dukei*.

- 39 - (38) Extrémité antérieure de la ♀ trapue et enroulée (fig. 13C).

♀ longue de 35 cm.

Cuticule moins épaisse (12-22 μm), sans rides longitudinales.

♂ inconnu.

Microfilaire longue de 250 μm et large de 4,8 μm .

Parasite sous-cutané dans la région sacrale d'un Bovidé, *Kobus (Adenota) kob*, en savane africaine (Togo).

O. hamoni Denké et Bain, 1981.

- 40 - (35) Cuticule ♀ à côtes.
 41 - (44) Côtes peu élevées et non sinueuses.
 Deux stries par intercôtes (fig. 14C, D).
 42 - (43) Côtes aussi larges que les intercôtes (fig. 14C).
 Microfilaire courte, effilée dans le tiers antérieur (fig. 15B).
 Région postérieure ♀ épaisse (400 μm) et enroulée (fig. 16A).
 Spicule gauche long de 180-210 μm .
 Spicule droit long de 73-90 μm , à talon peu saillant.
 Microfilaire longue de 225-265 μm sur 5 μm de large.
 Parasite du tissu conjonctif sous-cutané et péri-musculaire ventral
 de Bovins, *B. taurus* et *B. indicus*, en Afrique.
O. dukei Bain, Bussiras, Amge, 1974.

FIG. 16. — Rgion caudale ♀; A : *O. dukei* ; B : *O. volvulus* ; C : *O. gibsoni* ; D : *O. sweetae*.

- 43 - (42) Interctes plus larges que les ctes (fig. 14D).
 Microfilaire longue, au tiers antrieur aussi large que le reste du corps.
 Rgion postrieure ♀ moins large (200 μm) et peu enroule (fig. 16B).
 Spicule gauche long de 210-310 μm .
 Spicule droit long de 75-140 μm , spatule longue.
 Microfilaire longue de 315-360 μm sur 6-7 μm de large.
 Parasite du conjonctif sous-cutan de l'homme, en Afrique, au Ymen,
 en Amrique Centrale et du Sud.
O. volvulus (Leuchart, 1893).
 44 - (41) Ctes saillantes et sinueuses (fig. 14F et G).
 45 - (46) Deux stries par intercte (fig. 14E).
 $\sigma < 5$ cm de long.
 Microfilaire suprieure 250 μm de long et infrieure 4 μm de large
 Queue de la ♀ cylindrique.
 Spicule gauche long de 180-195 μm .
 Spicule droit long de 72-90 μm au talon bien marqu (fig. 17C).
 Microfilaire longue de 260-295 μm sur 3,6-3,7 μm de large.
 Parasite sous-cutan et primusculaire ventral de Bovins, *B. taurus*.

FIG. 17. — Spicule droit ; A : *O. ochengi* ; B : *O. schulzkeyi* ; C : *O. gibsoni* ; D : *O. sweetae*.

et *B. indicus*, en Inde, Asie et Australie.

O. gibsoni Cleland et Johnston, 1910.

46 - (45) Quatre stries par intercôtes (fig. 14G).

♂ > 6 cm de long.

Microfilaire inférieure à 250 μm de long et supérieure à 4 μm de large.

Queue de la ♀ conique.

Spicule gauche long de 280-415 μm .

Spicule droit long de 100-115 μm , à talon formant un angle aigu saillant et à spatule longue (fig. 17D).

Microfilaire longue de 215-245 μm sur 4-5 μm de large.

Parasite intradermique de Bovins, *Bubalus bubalis* en Inde, Asie et Australie.

O. cebei Galliard, 1937 (= *O. sweetae* Spratt et Moorhouse, 1971).

FIG. 18. — Arbre phylétique des espèces du genre *Onchocerca*.

BIBLIOGRAPHIE

- BAIN O., SCHULZ-KEY H. : Les onchocercques du Cerf européen : redescription d'*O. flexuosa* (Wedl, 1856) et description d'*O. tubingenensis* n. sp. et *O. tarsicola* n. sp. *Tropenmed. Parasit.*, 1974, 25, 437-449.
- BAIN O., PETIT G. : Redescription du stade infestant d'*Onchocerca cervicalis* R. et H., 1910. *Ann. Parasitol. Hum. Comp.*, 1978, 53, 315-318.
- BAIN O. : Transmission de l'onchocercque bovine, *Onchocerca gutturosa*, par *Culicoides*. *Ann. Parasitol. Hum. Comp.*, 1979, 54, 483-488.
- BAIN O., BEVERIDGE I. : Redescription d'*Onchocerca gibsoni* C. et J., 1910. *Ann. Parasitol. Hum. Comp.*, 1979, 54, 69-80.
- BAIN O., CHABAUD A. G., WANANTASAMRUAD P., NABHITABHATA J. : *Onchocerca sweetae* chez le buffle en Thaïlande. *Ann. Parasitol. Hum. Comp.*, 1980, 55, 253-259.
- BAIN O., NASHER A. K. : Redescription de l'Onchocercque du dromadaire, *O. fasciata* R. et H., 1910. *Ann. Parasitol. Hum. Comp.*, 1981, sous presse.
- CHABAUD A. G., PETTER A. : Remarques sur l'évolution des papilles cloacales chez les Nématodes Phasmiidiens parasites de Vertébrés. *Parassitologia*, 1961, 3, 51-70.
- DENKÉ A. M., BAIN O. : Deux nouvelles Onchocercques nodulaires chez des Bovidés sauvages, en Haute Volta. *Ann. Parasitol. Hum. Comp.*, 1981, 56, 339-347.
- DURETTE-DESSET M. C. : Évolution des Nématodes Héligmosomes en rapport avec celle de leurs hôtes fondamentaux, les Microtidae. *C. R. Acad. Sci., Paris*, 1967, 265, 1500-1503.
- DURETTE-DESSET M. C., KINSELLA M. C., FORRESTER D. J. : Arguments en faveur de la double origine des Nématodes néarctiques du genre *Heligmosomoides* Hall, 1916. *Ann. Parasitol. Hum. Comp.*, 1972, 47, 365-382.
- GUBANOV N. M. : (Helminth fauna of economically important mammals in the Yakut A.S.S.R.). *Izdatel'svo Nauka*, Moscow, 1964, 164 p.
- HIBLER C. P. : Description of the microfilaria of *Wehrdikhmansia cervipedis* (Wehr et Dikmans, 1935) and observations on its location in Arizona Deer. *Bull. Wildlife Dis. Assoc.*, 1965, 1, 44-48.
- RAILLIET A., HENRY A. : Les onchocercques, Nématodes parasites du tissu conjonctif. *C. R. Soc. Biol.*, 1910, 58, 248-251.
- SUPPERER R. : Filariosen der Pferde in Österreich. *Wien. Tier. Monatss.*, 1953, 40, 193-220.
- WEHR E. E., DIKMANS G. : New Nematodes (Filariidae) from North American ruminants. *Zool. Anz.*, 1935, 110, 202-208.