SUR LE GENRE *NEMATODIRUS* RANSOM, 1907 (Nematoda : Trichostrongyloidea)

P. ROSSI*

RÉSUMÉ. Compléments morphologiques à la description de sept espèces appartenant au genre *Nematodirus*.

— Description de quatre nouvelles espèces :

• *Nematodirus bioccai* n. sp., parasite d'*Ovis aries* (Iran), possède, comme *N. lamae*, *N. ibicis* et *N. archari*, des côtes 8 longues et accolées aux 6 sur la plus grande partie de leur trajet. Elle se différencie de la première espèce par la forme différente de la pointe des spicules, et des deux autres par un grand écartement des 2 rameaux de la côte dorsale et par un isolement prononcé du lobe dorsal.

• *N. chabaudi* n. sp., parasite de *Rupicapra rupicapra* (France), est proche de *N. oiratianus* et de *N. europaeus* par la disposition de ses côtes bursales. Elle s'en distingue, en particulier, par la présence de 3 tubercules sur la queue de la femelle.

• *N. hugonnetae* n. sp., parasite de *Rupicapra rupicapra* (France), est très proche de *N. bioccai* n. sp. par la forme générale de la bourse caudale et la fusion des spicules à leur extrémité. Elle s'en distingue par la forme de la pointe des spicules et par la disposition différente des macules bursales.

• *N. iranicus* n. sp., parasite de *Ovis aries* (Iran), est très proche de *N. hugonnetae* n. sp. par la disposition des côtes bursales ; elle s'en sépare par un nombre plus élevé de crêtes cuticulaires et des côtes 8 plus courtes.

En tenant compte de la morphologie des parasites, du spectre d'hôtes et de leur paléobiogéographie, nous formulons une hypothèse sur l'origine et l'évolution des Nematodirinae, et, plus particulièrement, du genre *Nematodirus*.

Nematodirus Ransom, 1907 (Nematoda ; Trichostrongyloidea).

SUMMARY. Additional morphological data are given on *Nematodirus* :

• *N. roscidus* Railliet, 1911, from *Dama dama* (Italy) ; *N. abnormalis* May, 1920, from *Ovis aries*, *Capra hircus* and *Rupicapra rupicapra* (France, Italy, Australia) ; *N. lanceolatus* Ault, 1944, from *Ovis aries* (Iran) ; *N. europaeus* Jansen, 1972, from *Capreolus caperolus* and *Ovis musimon* (first record) (France) ; *N. davtiani alpinus* Biocca, Balbo & Costantini, 1974, from *Rupicapra rupicapra* (Italy) ; *N. rupicaprae* Biocca, Balbo & Costantini, 1983, from *Rupicapra rupicapra* (France) ; *N. ibicis* Biocca, Balbo & Costantini, 1983, from *Capra ibex* (Italy).

— In addition four new species are described :

• *N. bioccai* n. sp. from *Ovis aries* (Iran), resembles *N. lamae* Becklund, 1963 from *Lama pacos* and *Vicugna vicugna* (Peru), *N. ibicis* Biocca, Balbo & Costantini, 1983 from *Capra ibex* (Italy),

* Laboratoire de Zoologie-Vers, associé au CNRS, Muséum National d'Histoire Naturelle, 61 rue Buffon, F 75231 Paris Cedex 05.

Accepté le 15 février 1983.

and *N. archari* Sokolova, 1948 from *Ovis ammon* (USSR), in that ray 8 is long and closely adpressed to ray 6 throughout most of its length. The new species differs from the first of the above in the form of the point of the spicules and from the remaining two since the two branches of the dorsal ray are well separated and the dorsal lobe well differentiated from the rest of the bursa.

- *N. chabaudi* n. sp. from *Rupicapra rupicapra* (France) is similar to *N. oiratianus* Rajewskaja, 1929, from *Cervus canadensis asiaticus* and *Ovis aries* (USSR), and *N. europaeus* Jansen, 1972 from *Capreolus capreolus* (Holland), in the disposition of its bursal rays. It is distinguished mainly by the presence of three tubercles on the tail of the female.

- *N. hugonnetae* n. sp., from *Rupicapra rupicapra* (France), resembles *N. bioccai* n. sp. in the general form of the bursa and in that the spicules are fused at their extremities, but is distinguished by the form of the point of the spicules and by the disposition of the bursal bosses.

- *N. iranica* n. sp. from *Ovis aries* (Iran), resembles *N. hugonnetae* n. sp. in the disposition of the bursal rays but is distinguished by having more cuticular ridges and a shorter ray 8.

On the basis of morphology, host distribution and host paleogeography, an hypothesis is given on the evolution of the *Nematodirus* and the Nematodirinae. According to this hypothesis *Nematodirus* arose in North American Camelidae from an ancestor similar to *Lamanema* (which occurs in neotropical Camelidae), later passed to nearctic Odocoileinae and Caprinae, and was transported secondarily into the palaearctic region with its hosts. Beginning with this genus, the Nematodirinae evolved in holarctic ruminants (*Nematodirella*), holarctic Leporidae (*Nematodiroides* and *Rauschia*) and palaearctic and oriental Ochotonidae (*Murielus*).

Introduction

Le genre *Nematodirus* Ransom, 1907 comporte de nombreuses espèces. La liste la plus complète et la plus récente est donnée par Kulmamatov, 1974, qui reconnaît 39 espèces, auxquelles il faut ajouter *neomexicanus* Dikmans, 1937, soit 40 espèces.

De cette liste, Durette-Desset, 1979 a retiré les parasites de Lagomorphes rangés dans les genres *Nematodiroides* (1 espèce) et *Rauschia* (5 espèces, plus un synonyme).

En accord avec Kass (comm. pers.), nous pensons que l'espèce *N. mauritanicus* Maupas et Seurat, 1912 doit être rangée dans le genre *Nematodirella* Yorke et Maples-tone, 1926, dont elle présente les principaux caractères : spicules très longs et branche génitale antérieure atrophiée chez la femelle.

Aux 33 espèces restantes, il faut ajouter les 7 taxa suivants : *N. lanceolatus* Ault, 1944, mis en synonymie par Samson, 1968 avec *N. oiratianus* Rajewskaja, 1929 ; *N. rufaevastitatis* Durbin et Honess, 1951, considéré synonyme de *N. davtianii* Grigorian, 1949 par certains auteurs (Becklund, 1966) ; *N. europaeus* Jansen, 1972 ; *N. davtianii alpinus* Biocca, Balbo et Costantini, 1974 ; *N. erschovi* Nasarova et Jarvis, 1980 ; *N. ibicis* Biocca, Balbo et Costantini, 1983 et *N. rupicaprae* Biocca, Balbo et Costantini, 1983.

Nous avons donc finalement 40 espèces, et nous en décrivons 4 nouvelles.

Trois espèces sont connues en zone néotropicale chez des animaux endémiques (*Mazama*, *Tayassu*, *Vicugna* et *Lama*). Toutes les autres sont parasites de Ruminants de la zone holarctique.

Dans les autres régions, les *Nematodirus*, lorsqu'ils sont signalés, ne parasitent que des animaux domestiques.

Dans le présent travail, des compléments morphologiques et, en particulier, des descriptions de la tête, du synlophe et de la femelle, sont données pour sept espèces et quatre nouvelles espèces sont décrites.

En nous appuyant sur les caractères morphologiques et, en particulier, sur ceux de la bourse caudale, et en tenant compte du spectre des hôtes et de leur paléobiogéographie, nous formulons une hypothèse sur l'origine et l'évolution de la sous-famille des Nematodirinae et, plus particulièrement, du genre *Nematodirus*.

I — Nouvelles données morphologiques

1 - *Nematodirus roscidus* Railliet, 1911

a) *Origine du matériel* : (MNHN 117 MC) *Dama dama* (L.), Latium, Italie.

b) *Compléments morphologiques* :

Tête (fig. 1, B, C) : *Corona radiata* composée d'environ 46 denticules, diamètre buccal : 0,010 mm environ. Papilles céphaliques doublées.

Synlophe (fig. 1, G) : corps parcouru longitudinalement par 34 arêtes. Elles débutent en arrière de la vésicule céphalique et disparaissent à environ 0,120 mm en avant de la bourse caudale chez le mâle. Absence de gradient de taille, avec des arêtes légèrement plus petites en face des champs latéraux.

Mâle (fig. 1, A, D, E, F) : chez un mâle long de 12,465 mm et large de 0,130 mm dans sa partie moyenne, la bourse caudale est haute de 0,224 mm sur 0,514 mm de large. Spicules longs de 0,854 mm, avec pointe lancéolée, longue de 0,048 mm. Papilles prébursales grandes, en forme de boucle.

c) *Remarque* :

Les specimens ci-dessus peuvent être identifiés à *N. roscidus* par les caractères suivants : lobe dorsal non séparé des lobes latéraux ; extrémités des côtes 5 et 6 très divergentes, rameaux de la côte dorsale très longs et très fins et forme lancéolée de la pointe des spicules.

L'espèce, décrite par Railliet, 1911, et redécrite sur les paratypes par Travassos, 1937, chez *Cervus elaphus* en France, a été retrouvée chez d'autres Cervidés en zone paléarctique et chez *Ovis musimon* en Hollande (Parc de la Province de Gelderland).

2 - *Nematodirus abnormalis* May, 1920

a) *Origine du matériel* :

Capra hircus (L.), Sardaigne, Italie (MNHN 133 MC), Ispahan, Iran (MNHN 184 MC) coparasites de *N. filicollis* et *N. spathiger* ; *Ovis aries* (L.), Parc de la Vanoise, France (MNHN 169 HB, 170 HB) coparasites de *N. filicollis* et *N. spathiger*, Australie

FIG. 1. — *Nematodirus roscidus* Railliet, 1911. A : extrémité antérieure, vue ventrale ; B : tête en vue apicale ; C : *id.*, vue latérale droite ; D : bourse caudale, vue ventrale ; E : pointe des spicules, vue latérale droite ; F : *id.*, vue ventrale ; G : coupe transversale au milieu du corps.

A, éch. 200 µm ; B, C, E, F, éch. 50 µm ; D, éch. 100 µm ; G, éch. 20 µm.

du Sud (MNHN 182 HB) coparasites de *N. spathiger* ; *Rupicapra rupicapra* (L.), Parc des Écrins, France (MNHN 174 HB) coparasites de *N. rupicaprae*, *N. spathiger*, *N. chabaudi*, *N. hugonnetae*.

b) Compléments morphologiques :

Tête (fig. 2, B, C) : *Corona radiata* composée d'environ 43 denticules ; diamètre buccal, environ 0,007 mm.

Synlophe (fig. 2, D, E, F) : corps parcouru par 18-22 arêtes (18 chez les parasites de *Capra hircus*, *Ovis aries* et *Rupicapra* provenant d'Italie et de France ; 20 chez

FIG. 2. — *Nematodirus abnormalis* May, 1920. A : ♂, extrémité antérieure, vue ventrale ; B : ♀, tête, vue apicale ; C : *id.*, vue latérale droite ; D : ♂, coupe transversale au milieu du corps, chez *Capra hircus* (Italie) ; E : *id.*, chez *Ovis aries* (Australie) ; F : *id.*, chez *Capra hircus* (Iran) ; G : ♀, région de l'ovéjecteur, vue latérale droite ; H : ♀, queue, vue latérale gauche ; I : ♀, pointe caudale, vue dorsale ; J : ♂, bourse caudale, vue ventrale ; K : ♂, pointe des spicules, vue ventrale ; L : *id.*, vue latérale droite.

A, H, éch. 150 µm ; B, C, K, L, I, éch. 30 µm ; D, E, F, éch. 50 µm ; G, éch. 500 µm ; J, éch. 100 µm.

les parasites d'*Ovis aries* provenant d'Australie ; 22 chez les parasites de *Capra hircus* provenant d'Iran). Les arêtes débutent en arrière de la vésicule céphalique et disparaissent à environ 0,300 mm en avant de la bourse caudale chez le mâle et à environ 4,39 mm postérieurement à la vulve chez la femelle. Léger gradient de taille médio-latéral, absence d'arêtes en face des champs latéraux.

c) *Remarque :*

La pointe des spicules des spécimens ci-dessus est typique de celle de *N. abnormalis*, seule espèce du genre chez laquelle la pointe des spicules est asymétrique.

L'espèce est signalée chez un Chameau du Turkestan et un Dromadaire du Turkmén. En zone néartique, elle est décrite chez *Antilocapra* et des animaux domestiques.

3 - *Nematodirus lanceolatus* Ault, 1944

a) *Origine du matériel :* (MNHN 185 HB) coparasites de *N. abnormalis*, *N. bioccai* *N. iranicus* ; *Ovis aries* (L.), Ispahan, Iran.

b) *Compléments morphologiques :*

Tête (fig. 3, G, H) *Corona radiata* composée d'environ 45 denticules, diamètre buccal : 0,010 mm.

Synlophe (fig. 3, A, B, C, D, E) : corps parcouru par 18 arêtes cuticulaires. Elles débutent en arrière de la vésicule céphalique et disparaissent à environ 0,120 mm en avant de la bourse caudale chez le mâle et au niveau de la vulve chez la femelle. Léger gradient de taille médio-latéral, absence d'arêtes en face des champs latéraux.

En raison de l'enroulement du ver, on remarque, en coupe transversale, une asymétrie du synlophe, avec arêtes dorsales de taille plus grande que les arêtes ventrales, ou vice-versa, selon le sens d'enroulement de la spire au niveau de laquelle la coupe a été faite.

Mâle (fig. 3, M, N, O) : chez un mâle long de 11, 198 mm sur 0,094 mm de large dans sa partie moyenne, vésicule céphalique haute de 0,077 mm sur 0,035 mm de large. Anneau nerveux, pore excréteur et deirides situés respectivement à 0,295 mm, 0,515 mm et 0,515 mm de l'apex. Œsophage long de 0,522 mm.

Bourse caudale symétrique, haute de 0,130 mm sur 0,384 mm de large. Spicules longs de 0,805 mm, avec pointe lancéolée, longue de 0,038 mm.

Femelle (fig. 3, F, I, J, K, L) : chez une femelle longue de 18,375 mm et large de 0,335 mm au niveau de la vulve, la vésicule céphalique est haute de 0,076 mm sur 0,049 mm de large. Anneau nerveux, pore excréteur et deirides situés respectivement à 0,275 mm, 0,437 mm et 0,437 mm de l'apex. Œsophage long de 0,540 mm.

Didelphie ; la vulve s'ouvre à 7,014 mm de la pointe caudale. Branche génitale antérieure : vestibule, 0,205 mm ; sphincter, 0,059 mm ; trompe, 0,292 mm ; utérus, 2,184 mm, contenant 11 œufs, longs de 0,239 mm sur 0,119 mm de large.

Branche génitale postérieure : vestibule, 0,211 mm ; sphincter, 0,049 mm ; trompe, 0,319 mm ; utérus, 4,578 mm, contenant 28 œufs.

Queue arrondie, longue de 0,070 mm, avec pointe caudale longue de 0,022 mm.

FIG. 3. — *Nematodirus lanceolatus* Ault, 1944. A à D, ♂. A : *in toto*, sectionné à trois niveaux différents : chaque section est figurée en B pour le niveau 1, C pour le niveau 2, D pour le niveau 3. E : ♀, coupe transversale au milieu du corps ; F : ♀, extrémité antérieure, vue latérale droite ; G : ♀, tête, vue apicale ; H : *id.*, vue latérale gauche ; I : ♀, région de l'ovéjecteur, vue latérale gauche ; J : ♀, queue, vue latérale gauche ; K : ♀, pointe caudale, vue ventrale ; L : *id.*, vue latérale gauche ; M : ♂, bourse caudale, vue ventrale ; N : ♂, pointe des spicules, vue latérale droite ; O : *id.*, vue ventrale.

A, éch. 500 µm ; B, D, E, éch. 50 µm ; C, N, O, éch. 25 µm ; F, éch. 200 µm ; G, H, K, L, éch. 30 µm ; I, éch. 300 µm ; J, éch. 150 µm ; M, éch. 100 µm.

c) *Remarque :*

Nous identifions les spécimens ci-dessus à *N. lanceolatus* Ault, 1944, parasite d'*Ovis aries* en Argentine, dont seul le ♂ a été décrit avec certitude : la disposition des côtes bursales est identique, avec, en particulier, des côtes 8 naissant en avant de la côte dorsale et presque accolées à la marge de la bourse caudale sur une partie de leur trajet ; la pointe des spicules est également identique.

Samson, en 1968, a mis en synonymie *N. lanceolatus* et *N. oiratianus* Rajewskaja, 1929 parasite de *Cervus canadensis asiaticus* et *Ovis aries*.

La plupart des auteurs modernes reconnaissent cette synonymie. Cependant, la description originale de Rajewskaja est précise et nous pensons que les caractères proposés par Ault pour différencier *N. lanceolatus* de *N. oiratianus* sont suffisants, en particulier la forme de la pointe des spicules différente chez les 2 espèces, et le fait que les côtes 8 sont, sur une partie de leur trajet, presque accolées à la membrane bursale chez *lanceolatus*. De plus, chez cette espèce, les échancrures séparant les lobes latéraux du lobe dorsal sont beaucoup plus prononcées.

Enfin, connaissant la femelle de *N. lanceolatus* grâce au synlophe, nous pouvons confirmer que les œufs sont plus petits chez *lanceolatus* que chez *oiratianus*. Nous reconnaissons donc la validité de *lanceolatus*.

Le fait qu'une espèce décrite en Argentine se retrouve en zone paléarctique ne nous paraît pas contradictoire. En effet, l'origine des moutons argentins est anglaise.

4 - *Nematodirus europaeus* Jansen, 1972

a) *Origine du matériel :* (MNHN 176 HB) coparasites de *N. filicollis* ; *Ovis musimon* (Pallas), Bourges, France ; (MNHN 178 HB) *Capreolus capreolus* (L.), France.

b) *Compléments morphologiques :*

Tête (fig. 4, F, G) : *Corona radiata* composée d'environ 50 denticules, diamètre buccal : 0,013-0,014 mm. Cycles des papilles labiales et céphaliques complets.

Synlophe (fig. 4, B, C, D, E) : corps parcouru par 33-36 arêtes cuticulaires, orientées perpendiculairement à la paroi du corps, comme dans toutes les espèces du genre. Elles débutent en arrière de la vésicule céphalique et disparaissent à environ 0,300 mm en avant de la bourse caudale chez le mâle et à environ 2,5 mm de la pointe caudale chez la femelle.

Sauf dans le quart dorsal-gauche, où les arêtes sont subégales, les arêtes sont disposées de façon alternée, une arête plus grande étant suivie par une autre de taille plus petite. Sur l'animal *in toto*, chaque arête montre une variation d'épaisseur régulière et opposée à celle des 2 arêtes adjacentes, en donnant l'impression de striations longitudinales interrompues et alternées de façon régulière.

Mâle (fig. 4, M, N, O) : chez un mâle long de 13,95 mm et large de 0,084 mm dans sa partie moyenne, la vésicule céphalique est haute de 0,112 mm sur 0,39 mm de large. Anneau nerveux, pore excréteur et deirides situés respectivement à 0,331 mm, 0,745 mm, 0,732-0,738 mm de l'apex. Œsophage long de 0,576 mm.

FIG. 4. — *Nematodirus europaeus* Jansen, 1972. A : ♀, extrémité antérieure, vue ventrale. L'aspect anormal de l'extrémité antérieure est vraisemblablement dû à un début de putréfaction. En effet, il est étonnant de constater que, dans un même prélèvement, les *Nematodirus* présentent fréquemment des traces de décomposition, alors que les autres Nématodes sont en bon état. B : ♀, coupe transversale au milieu du corps ; C : ♂, *id.* ; D : détail montrant la différence de taille des crêtes cuticulaires, correspondant au fragment compris entre les pointillés de la figure B ; E : *id.*, correspondant au fragment compris entre les pointillés de la figure C ; F : ♀, tête, vue apicale ; G : *id.*, vue latérale droite ; H : ♀, région de l'ovéjecteur, vue ventrale ; I : ♀, queue, vue latérale gauche ; J : ♀, pointe caudale, vue latérale gauche ; K : *id.*, vue latérale droite ; L : *id.*, vue ventrale ; M : ♂, bourse caudale, vue ventrale ; N : ♂, pointe des spicules, vue ventrale ; O : *id.*, vue latérale gauche.

A, H, éch. 200 µm ; B, C, éch. 50 µm ; D, E, éch. 10 µm ; F, G, J, K, L, N, O, éch. 30 µm ; I, M, éch. 100 µm.

Bourse caudale symétrique, haute de 0,178 mm sur 0,400 mm de large. Spicules longs de 0,812 mm fusionnés à leur extrémité sur 0,022 mm et terminés par une pointe commune lancéolée, longue de 0,015 mm.

Femelle (fig. 4, A, H, I, J, K, L) : chez une femelle longue de 20,315 mm et large de 0,118 mm dans sa partie moyenne, et de 0,200 mm au niveau de la vulve, la vésicule céphalique est haute de 0,077 mm sur 0,051 mm de large. Anneau nerveux, pore excréteur et deirides situés respectivement à 0,187 mm, 0,444 mm et 0,444 mm de l'apex. Œsophage long de 0,521 mm.

Didelphie : la vulve s'ouvre à 6,3 mm de la pointe caudale. Branche génitale antérieure : vestibule 0,108 mm ; sphincter 0,065 mm ; trompe 0,194 mm ; utérus 1,848 mm, contenant 19 œufs, hauts de 0,136 mm sur 0,074 mm de large. Branche génitale postérieure : vestibule 0,124 mm ; sphincter 0,059 mm ; trompe 0,178 mm ; utérus 4,347 mm, contenant 61 œufs.

Queue longue de 0,081 mm, avec pointe caudale de 0,013 mm.

c) *Remarque* :

La forme arrondie des lobes latéraux, les échancrures peu prononcées entre le lobe dorsal et les lobes latéraux, ainsi que la pointe très courte des spicules, permettent d'identifier nos parasites à *N. europæus*.

Cette espèce, décrite par Jansen en 1972, chez *Capreolus capreolus*, en Hollande, a été retrouvée par nous en France, chez le même hôte et, pour la première fois, chez *Ovis musimon*, coparasite de *N. filicollis* (Rudolphi, 1802).

5 - *Nematodirus davtiani alpinus* Biocca, Balbo et Costantini, 1974

a) *Origine du matériel* : (MNHN 119 MC) paratypes *Capra ibex* (L.), Parc National du Grand Paradis, Alpes, Italie.

b) *Compléments morphologiques* :

Tête (fig. 5, B, C) : *Corona radiata* composée d'environ 30 denticules, diamètre buccal : 0,005 mm.

Synlophe (fig. 5, D) : corps parcouru par 14 arêtes cuticulaires. Elles débutent en arrière de la vésicule céphalique et disparaissent à environ 1,570 mm en avant de la bourse caudale chez le mâle.

En dehors de l'arête ventrale et de l'arête dorsale très fortes, il existe un léger gradient de taille médio-latéral.

6 - *Nematodirus rupicaprae* Biocca, Balbo et Costantini, 1983

a) *Origine du matériel* : (MNHN 174 HB) Coparasites de *N. chabaudi*, *spathiger abnormalis* et *hugonnetae*; *Rupicapra rupicapra* (L.), Parc des Écrins, France.

b) *Compléments morphologiques* (fig. 6) :

Synlophe (fig. 6, D, E) : corps parcouru longitudinalement par 18 arêtes cuticulaires. Elles débutent en arrière de la vésicule céphalique et disparaissent à envi-

FIG. 5. — *Nematodirus davtiani alpinus* Biocca, Balbo et Costantini, 1974. ♂. A : extrémité antérieure, vue ventrale ; B : tête, vue apicale ; C : *id.*, vue latérale droite ; D : coupe transversale au milieu du corps ; E : bourse caudale, vue ventrale ; F : pointe des spicules, vue ventrale ; G : *id.*, vue latérale gauche.

A, éch. 100 µm ; B, C, D, F, G, éch. 30 µm ; E, éch. 150 µm.

ron 0,100 mm en avant de la bourse caudale chez le mâle et au niveau de la vulve chez la femelle. Fort gradient de taille médio-latéral.

Femelle (fig. 6, A, F, G, H) : chez une femelle longue de 18,19 mm et large de 0,255 mm au niveau de la vulve, la vésicule céphalique est haute de 0,076 mm sur 0,054 mm de large. Anneau nerveux, pore excréteur et deirides situés respectivement à 0,424 mm et 0,633 mm de l'apex. Œsophage long de 0,655 mm.

Didelphie : la vulve s'ouvre à 6,92 mm de la pointe caudale. Branche génitale antérieure : vestibule 0,178 mm ; sphincter 0,059 mm ; trompe 0,221 mm ; utérus 1,600 mm. Branche postérieure : vestibule 0,400 mm ; sphincter 0,070 mm ; trompe 0,240 mm ; utérus 2,6 mm.

FIG. 6. — *Nematodirus rupicaprae* Biocca, Balbo et Costantini, 1983. A : ♀, extrémité antérieure, vue ventrale ; B : ♂, tête, vue apicale ; C : *id.*, vue latérale gauche ; D : ♀, coupe transversale au milieu du corps ; E : ♂, *id.* ; F : ♀, région de l'ovéjecteur, vue latérale gauche ; G : ♀, pointe caudale, vue latérale droite ; H : ♀, queue en vue latérale gauche ; I : ♂, bourse caudale, vue ventrale ; J : ♂, pointe des spicules, vue ventrale ; K : ♂, *id.*, vue latérale droite.

A, éch. 200 µm ; B, C, D, E, J, K, éch. 30 µm ; F, éch. 250 µm ; G, éch. 25 µm ; H, éch. 50 µm ; I, éch. 100 µm.

12 œufs dans l'utérus antérieur, 9 dans l'utérus postérieur, hauts de 0,180 mm sur 0,112 mm de large.

Queue bilobée, longue de 0,114 mm, avec pointe caudale longue de 0,025 mm.

c) *Remarques* :

Le matériel ci-dessus peut être identifié à *N. rupicaprae*, espèce caractérisée par des côtes 2 à 8 longues et fines, par la courbure des côtes 5 et 6 et par la forme particulière des spicules en vue latérale.

Seul le mâle de *N. rupicaprae* a été décrit par Biocca et coll., 1983 chez le chamois et le bouquetin du Parc National du Grand Paradis, Alpes Italiennes. Le matériel mis à notre disposition provient d'un chamois du Parc des Écrins, Alpes françaises, et comprend, en plus de *N. rupicaprae*, 4 espèces de *Nematodirus* : *N. abnormalis* May, 1920, *N. spathiger* (Railliet, 1896), *N. chabaudi* n. sp. et *N. hugonnetae* n. sp. L'étude du synopse des mâles de chaque espèce nous a permis de rapporter les femelles aux mâles correspondants et de décrire ces dernières. Dans le cas d'espèces coparasites ceci peut permettre une diagnose plus facile. Ainsi, l'extrémité caudale, très allongée et bilobée, de la femelle de *N. rupicaprae* nous semble être un caractère morphologique très facilement utilisable.

7 - *Nematodirus ibicis* Biocca, Balbo et Costantini, 1983

a) *Origine géographique* : (MNH 118 MC) paratypes *Capra ibex* (L.), Parc National du Grand Paradis, Alpes, Italie.

FIG. 7. — *Nematodirus ibicis* Biocca, Balbo et Costantini, 1983. ♂. A : coupe transversale au milieu du corps ; B : bourse caudale, vue ventrale ; C : pointe des spicules, vue latérale droite ; D : *id.*, vue ventrale.

A, éch. 50 µm ; B, éch. 75 µm ; C, D, éch. 30 µm.

b) *Compléments morphologiques :*

Synlophe (fig. 7, A) : corps parcourus par 14 arêtes cuticulaires. Elles débutent en arrière de la vésicule céphalique et disparaissent à environ 0,100 mm en avant de la bourse caudale chez le mâle. Léger gradient de taille médio-latéral, absence d'arêtes en face des champs latéraux.

II — Description des nouvelles espèces

1 - *Nematodirus bioccai* n. sp.

Matériel : 2 ♂ (MNHN 185 HB) Coparasites de *N. abnormalis*, *N. lanceolatus*, *N. iranicus*.

Hôte : *Ovis aries* (L.)

Origine géographique : Ispahan, Iran.

Tête (fig. 8, B, C) : *Corona radiata* composée d'environ 40 denticules ; diamètre buccal de 0,007 mm. Petite dent œsophagienne.

Synlophe (fig. 8, D) : le corps est parcouru par 18 arêtes. Elles débutent en arrière de la vésicule céphalique et disparaissent à environ 0,33 mm en avant de la bourse caudale. Gradient de taille médio-latéral, absence d'arêtes en face des champs latéraux.

Légère asymétrie du synlophe, due à l'enroulement du ver (voir *N. lanceolatus*).

Mâle (fig. 8, A, E, F) : chez un mâle long de 11, 277 mm sur 0,082 mm de large dans sa partie moyenne, la vésicule céphalique est haute de 0,065 mm sur 0,040 mm de large.

Anneau nerveux, pore excréteur et deirides situés respectivement à 0,407 mm, 0,652 mm et 0,706-0,673 mm de l'apex. Œsophage long de 0,612 mm.

Bourse caudale symétrique, haute de 0,107 mm sur 0,346 mm de large.

Lobes latéraux très allongés transversalement de forme rectangulaire. Lobe dorsal séparé des lobes latéraux par 2 échancrures atteignant la moitié de la hauteur des rameaux de la dorsale. Rameaux de la côte dorsale bien développés et très largement séparés, divisés dans leur quart postérieur en 2 branches. Côtes 2-3 un peu plus courtes que les 5-6, tronc commun aux côtes 4-5-6, extrémités des 5-6 parallèles, côtes 8 très longues, accolées aux côtes 6 sur la plus grande partie de leur trajet. Macules peu nombreuses, présentes seulement sur les côtes 4 et 5.

Spicules subégaux, ailés, longs de 0,730 mm. Sur les 2 ♂ examinés, l'extrémité distale de chaque spicule est recourbée ventralement et légèrement tordue vers la droite.

Les 2 pointes, longues de 0,012 mm sont enfermées dans une membrane spatulée.

Femelle : Inconnue.

FIG. 8. — *Nematodirus bioccai* n. sp. ♂. A : extrémité antérieure, vue ventrale ; B : tête, vue apicale ; C : *id.*, vue latérale gauche ; D : coupe transversale au milieu du corps ; E : bourse caudale, vue ventrale ; F : pointe des spicules, vue latérale ; G : *id.*, vue ventrale.

A, éch. 200 µm ; B, G, éch. 30 µm ; C, F, éch. 20 µm ; D, éch. 50 µm ; E, éch. 100 µm.

Discussion :

Seules 3 espèces possèdent comme nos spécimens des côtes 8 longues et accolées aux 6 sur la plus grande partie de leur trajet : *N. lamae* Becklund, 1963, parasite de *Lama pacos* et *Vicugna vicugna*, présente, comme nos spécimens, une côte dorsale bien développée avec des rameaux très écartés l'un de l'autre. Mais, chez *lamae*, ces rameaux sont divisés sur la moitié de leur hauteur et l'échancrure qui divise le lobe dorsal est beaucoup moins profonde. De plus, la pointe des spicules est différente. *N. ibicis* Biocca, Balbo et Costantini, 1983, parasite de *Capra ibex*, et *N. archari* Sokolova, 1948, parasite de *Ovis ammon*, possèdent des spicules proches de ceux de notre matériel. Elles s'en différencient toutes deux par un écartement beaucoup

plus faible des rameaux de la côte dorsale et par un isolement beaucoup moins prononcé du lobe dorsal.

Nous séparons les spécimens ci-dessus et proposons de les nommer *Nematodirus bioccai* n. sp.

2 - *Nematodirus chabaudi* n. sp.

Matériel type : 150 ♂, 150 ♀ (MNHN 174 HB). Coparasites de *N. abnormalis*, *rupicaprae*, *spathiger*, *hugonnetae*.

Hôte : *Rupicapra rupicapra* (L.)

Origine géographique : Parc des Écrins, France.

Autre matériel : 5 ♂ (MNHN 116 MC), 3 ♂ (MNHN 137 MC).

Hôte : *Capra ibex* (L.)

Origine géographique : Parc National du Grand Paradis, Alpes, Italie.

Tête (fig. 9, B, C) : *Corona radiata* composée d'environ 53 denticules ; diamètre buccale : 0,009 mm.

Synlophe (fig. 9, D, E) : corps parcouru par 20-24 arêtes chez le mâle et 28 chez la femelle. Elles débutent en arrière de la vésicule céphalique et disparaissent à environ 0,100 mm en avant de la bourse caudale chez le ♂ et au niveau de la vulve chez la ♀. Fort gradient de taille médio-latéral.

Mâle (fig. 9, J, K, L) : chez un mâle long de 10,065 mm et large de 0,070 mm dans sa partie moyenne, la vésicule céphalique est haute de 0,060 mm sur 0,046 mm de large. Anneau nerveux, pore excréteur et deirides situés respectivement à 0,287 mm, 0,525 mm et 0,522 mm de l'apex. Œsophage long de 0,487 mm.

Bourse caudale symétrique, haute de 0,112 mm sur 0,336 mm de large.

Lobe dorsal séparé des lobes latéraux et échancré entre les deux rameaux de la côte dorsale. Côtes 2 et 3 légèrement plus courtes que les 5-6, tronc commun aux côtes 4-5-6 ; côtes 8 deux fois plus longues que les rameaux de la côte dorsale ; rameaux de la côte dorsale fins, divisés à l'apex en 2 branches.

Spicules longs de 0,785 mm avec pointe lancéolée, longue de 0,040 mm.

Femelle (fig. 9, A, F, G, H, I) : chez une femelle longue de 17,07 mm et large de 0,25 mm au niveau de la vulve, la vésicule céphalique est haute de 0,108 mm sur 0,057 mm de large. Anneau nerveux, pore excréteur et deirides situés respectivement à 0,324 mm, 0,569 mm et 0,497-0,518 de l'apex. Œsophage long de 0,518 mm.

Didelphie ; la vulve s'ouvre à 5,65 mm de la pointe caudale. Branche génitale antérieure : vestibule, 0,130 mm ; sphincter, 0,070 mm ; trompe, 0,243 mm ; utérus, 1,469 mm, contenant 10 œufs, longs de 0,205 mm sur 0,112 mm de large.

Branche génitale postérieure : vestibule, 0,157 mm ; sphincter, 0,049 mm ; trompe, 0,275 mm ; utérus, 1,933 mm, contenant 5 œufs.

Queue longue de 0,075 mm, se terminant par 3 tubercules et une pointe caudale longue de 0,026 mm.

FIG. 9. — *Nematodirus chabaudi* n. sp. A : ♀, extrémité antérieure, vue ventrale ; B : ♀, tête en vue apicale ; C : *id.*, vue latérale ; D : ♀, coupe transversale au milieu du corps ; E : ♂, *id.* ; F : ♀, région de l'ovjecteur, vue latérale droite ; G : ♀, queue, vue latérale gauche ; H : ♀, pointe caudale, vue latérale droite ; I : *id.*, vue ventrale ; J : ♂, bourse caudale, vue ventrale ; K : ♂, pointe des spicules, vue ventrale ; L : *id.*, vue latérale gauche.

A, F, éch. 200 µm ; B, C, H, I, K, L, éch. 30 µm ; D, E, éch. 50 µm ; G, J, éch. 100 µm.

Discussion :

La forme arrondie des lobes latéraux, avec des côtes 2 et 3 légèrement plus courtes que les 5-6, évoque *N. oiratianus* Rajewskaja, 1929 parasite de *Cervus canadensis asiaticus* et *Ovis aries*, et *N. europaeus* Jansen, 1972, parasite de *Capreolus capreolus*.

Chez *europaeus*, les côtes 8 sont beaucoup plus éloignées du bord de la bourse caudale, la pointe des spicules est beaucoup plus courte et la queue de la femelle différente.

Chez *oiratianus*, les côtes 8 sont disposées de la même façon, mais la pointe des spicules est beaucoup plus large et la queue de la femelle différente.

Nous pensons donc que les parasites ci-dessus peuvent être séparés et nous proposons de les nommer *N. chabaudi* n. sp.

3 - *Nematodirus hugonnetae* n. sp.

Matériel : 6 ♂, 1 extrémité postérieure ♂, 7 ♀ (MNHN 174 HB) coparasites de *N. abnormalis*, *rupicaprae*, *spathiger*, *chabaudi*.

Hôte : *Rupicapra rupicapra* (L.).

Origine géographique : Parc des Écrins, France.

Tête (fig. 10, B, C) : *Corona radiata* composée d'environ 50 denticules. Diamètre buccal 0,010-0,014 mm. Grande dent œsophagienne.

Synlophe (fig. 10, D, E) : corps parcouru par 14 arêtes. Elles débutent en arrière de la vésicule céphalique et disparaissent à environ 0,200 mm en avant de la bourse caudale chez le ♂ et à environ 0,600 mm en avant de la pointe caudale chez la ♀. Gradient de taille médio-latéral, avec 3 arêtes ventrales et dorsales plus grandes. Absence d'arêtes en face des champs latéraux.

Mâle (fig. 10, I, J, K) : chez un mâle long de 7,618 mm sur 0,081 mm de large dans sa partie moyenne, la vésicule céphalique est haute de 0,095 mm sur 0,042 mm de large. Anneau nerveux, pore excréteur et deirides situés respectivement à 0,262 mm, 0,484 mm, 0,484 mm de l'apex. Œsophage long de 0,541 mm.

Bourse caudale symétrique, haute de 0,116 sur 0,372 mm de large.

Lobes latéraux allongés transversalement. Lobe dorsal séparé des lobes latéraux par des échancrures peu profondes. Rameaux de la côte dorsale bien développés, divisés en 2 branches à leur apex. L'échancrure séparant les 2 rameaux de la dorsale atteint la moitié de la hauteur de ceux-ci. Côtes 2 et 3 fines, légèrement plus courtes que les 5-6. Ces dernières divergent à leur extrémité. Tronc commun aux côtes 4-5-6. Très nombreuses macules en relief, situées entre les côtes 3 et 6.

Spicules subégaux, ailés, longs de 0,810 mm. Ils fusionnent à environ 0,070 mm de leur extrémité distale. Pointe lancéolée longue de 0,023 mm.

Femelle (fig. 10, A, F, G, H) : chez une femelle longue de 11,43 mm et large de 0,210 mm au niveau de la vulve, la vésicule céphalique est haute de 0,106 mm sur 0,051 mm de large. Anneau nerveux, pore excréteur et deirides situés respectivement à 0,341 mm, 0,395 mm et 0,352-0,334 mm de l'apex. Œsophage long de 0,572 mm.

FIG. 10. — *Nematodirus hugonnetae* n. sp. A : ♀, extrémité antérieure, vue ventrale ; B : ♀, tête, vue apicale ; C : *id.*, vue latérale gauche ; D : ♀, coupe transversale au milieu du corps ; E : ♂, *id.* ; F : ♀, région de l'ovjecteur, vue ventrale ; G : ♀, pointe caudale, vue latérale gauche ; H : ♀, queue, vue latérale gauche ; I : ♂, bourse caudale, vue ventrale ; J : ♂, pointe des spicules, vue ventrale ; K : *id.*, vue latérale droite.

A, F, éch. 200 µm ; B, C, G, J, K, éch. 30 µm ; D, E, éch. 50 µm ; H, éch. 75 µm ; I, éch. 100 µm.

Didelphie : la vulve s'ouvre à 3,675 mm de la pointe caudale. Branche génitale antérieure : vestibule, 0,119 mm ; sphincter, 0,050 mm ; trompe, 0,174 mm ; utérus, 1,450 mm.

Branche génitale postérieure : vestibule, 0,119 mm ; sphincter, 0,044 mm ; trompe, 0,174 mm ; utérus, 2,7 mm.

13 œufs dans l'utérus antérieur et 21 dans le postérieur, longs de 0,198 mm sur 0,110 mm de large.

Queue pointue, longue de 0,066 mm, avec pointe caudale longue de 0,032 mm.

Discussion :

L'espèce la plus proche, qui présente comme nos spécimens, une bourse caudale très allongée transversalement et des spicules fusionnés à leur extrémité distale, est *N. bioccai* n. sp.

Nos spécimens s'en distinguent par une disposition différente des macules bursales, une forme différente de la pointe des spicules et par un nombre plus faible de crêtes cuticulaires.

Nous séparons les spécimens de *Rupicapra rupicapra* et nous proposons de les nommer *N. hugonnetae* n. sp.

4 - *Nematodirus iranicus* n. sp.

Matériel : 3 ♂ (MNHN 185 HB) Coparasites de *N. abnormalis*, *N. lanceolatus* *N. bioccai*

Hôte : *Ovis aries* (L.).

Origine géographique : Ispahan, Iran.

Tête (fig. 11, B, C) : *Corona radiata* composée d'environ 57 denticules ; diamètre buccal de 0,015-0,017 mm. Grande dent œsophagienne.

Synlophe (fig. 11, D) : corps parcouru par 18 arêtes. Elles débutent en arrière de la vésicule céphalique et disparaissent à environ 0,15 mm en avant de la bourse caudale. Léger gradient de taille médio-latéral. Légère asymétrie du synlophe (voir *N. lanceolatus*).

Mâle (fig. 11, A, E, F, G, H) : chez un mâle long de 8,977 mm sur 0,119 mm de large dans sa partie moyenne, la vésicule céphalique est haute de 0,12 mm sur 0,050 mm de large. Anneau nerveux, pore excréteur et deirides situés respectivement à 0,270 mm, 0,576 mm et 0,576-0,608 mm de l'apex. Œsophage long de 0,576 mm.

Bourse caudale symétrique, haute de 0,135 mm sur 0,383 mm de large.

Lobes latéraux allongés transversalement, séparés du lobe dorsal par 2 échancrures peu profondes. Rameaux de la côte dorsale bien développés et divisés en 2 branches à leur extrémité, la branche interne étant la plus longue. L'échancrure séparant les 2 rameaux de la dorsale atteint à peu près la moitié de la hauteur de cette dernière. Côtes 2-3 plus courtes que les 5-6. Ces dernières divergent à leur extrémité. Absence de tronc commun aux côtes 4-5-6. Côtes 8,2 fois plus courtes que

FIG. 11. — *Nematodirus iranicus* n. sp. ♂. A : extrémité antérieure, vue ventrale ; B : tête, vue apicale ; C : *id.*, vue latérale droite ; D : coupe transversale au milieu du corps ; E : bourse caudale, vue ventrale ; F : pointe des spicules, vue ventrale ; G : *id.*, vue latérale droite. *Oswaldocruzia perreti* Durette-Desset et Vaucher, 1979, d'après Durette-Desset et Vaucher (1980). H : ♂, bourse caudale, vue ventrale.

A, éch. 200 µm ; B, C, F, G, éch. 30 µm ; D, éch. 50 µm ; E, éch. 100 µm ; H, éch. 25 µm.

les côtes 6. Macules nombreuses, en relief, situées en avant des côtes 2 jusqu'aux côtes 6.

Cône génital très développé.

Spicules subégaux, ailés, longs de 0,882 mm. Leurs extrémités distales fusionnent sur une hauteur d'environ 0,070 mm. Pointe lancéolée longue de 0,022 mm.

Discussion :

N. hugonnetae nous paraît l'espèce la plus proche, avec la présence d'une grande dent œsophagienne, des spicules fusionnés à leur extrémité distale et de forme iden-

tique, une bourse caudale très allongée transversalement, avec des côtes dorsales disposées identiquement, des macules en relief.

Cependant, chez nos spécimens, le nombre de crêtes cuticulaires est plus élevé ; les côtes 2 et 3 sont nettement plus courtes que les 5-6 ; les côtes 8 atteignent la moitié de la longueur des 6 et non les 2/3 ; enfin, les macules sont plus nombreuses.

Les spécimens de *Ovis aries* nous paraissent nouveaux et nous proposons de les nommer *N. iranicus* n. sp.

III — Hypothèses sur l'origine et l'évolution du genre *Nematodirus*

1 - Analyse des principaux caractères morphologiques

— *Le synlophe* :

Ce caractère n'a été étudié que chez 17 espèces : Pour la plupart des espèces, le nombre d'arêtes est compris entre 14 et 30, et il existe un double gradient de taille latéro-médian. Au-delà de 30, les gradients de taille disparaissent. Il n'existe pas d'axe d'orientation privilégié et la pointe des arêtes est dirigée perpendiculairement à la paroi du corps.

Le corps des Trichostrongyloidea, dont le synlophe est peu différencié, comme c'est le cas chez les *Nematodirus*, n'est pas enroulé. Au contraire, chez les Trichostrongyloidea dont le synlophe est évolué, le corps est enroulé, toujours selon la ligne ventrale et de façon senestre.

Or, nous avons pu observer que certaines espèces de *Nematodirus* peuvent présenter un enroulement de type très particulier : chez le même individu, l'enroulement est soit senestre et, dans ce cas, la partie ventrale de l'animal est à l'intérieur de la spire, soit dextre et c'est alors la partie dorsale qui se trouve à l'intérieur de la spire. Si l'on pratique des coupes de corps à différents niveaux, on constate que c'est toujours la partie interne de la spire, qu'elle soit ventrale ou dorsale, qui présente les arêtes les plus développées (fig. 3, A, B, C, D).

Nous avons rencontré ce type d'enroulement uniquement chez des espèces se trouvant chez *Ovis aries* dans des régions variées (Australie, Iran, France).

Cinq espèces présentent ce type d'enroulement : *N. lanceolatus* et *N. bioccai*, qui ne sont connues que chez le mouton, et *N. filicollis*, *N. spathiger* et *N. abnormalis*, également parasites d'animaux sauvages. Chez ces derniers hôtes, les parasites ne sont pas enroulés.

Nous n'avons pas utilisé les caractères du synlophe pour un classement des espèces, ce caractère n'étant connu que chez 17 espèces.

— *La bourse caudale* :

La disposition des côtes bursales nous a paru le meilleur élément pour tenter de classer les espèces selon leur degré évolutif. En effet, si l'on excepte le caractère de la division profonde de la côte dorsale, typique des Nematodirinae, la bourse caudale

de certains *Nematodirus* évoque tout à fait celle d'un *Oswaldocruzia* (Molineinae), parasite d'Amphibiens et de Reptiles dans le monde entier. La bourse d'*Oswaldocruzia* est caractérisée par des côtes 2 et 3 parallèles, 5 et 6 parallèles, toutes ces côtes étant de taille équivalente, et par l'existence d'un tronc commun aux côtes 4-5 et 6 (fig. 11, H).

Ceci permet de séparer les *Nematodirus* en deux groupes : les espèces dont les côtes 4-5 et 6 ont un tronc commun et celles où ce tronc commun a disparu.

Dans ces 2 groupes, l'évolution s'est effectuée par un allongement des côtes 5-6 par rapport aux 2-3 et par divergence de l'extrémité des côtes 5 et 6.

Ce second caractère est toujours lié dans le premier groupe à un allongement du tronc commun.

En tenant compte du degré évolutif de ces trois éléments morphologiques (présence ou absence de tronc commun aux côtes 4-5-6 ; côtes 2 et 3 égales aux 5-6, ou côtes 5-6 plus grandes que les 2-3 ; côtes 5 et 6 parallèles ou divergentes), nous avons tenté de classer les espèces selon leur degré d'évolution.

Il en résulte que les espèces néarctiques sont parmi les espèces morphologiquement les plus primitives, les espèces les plus évoluées sont toutes paléarctiques.

2 - Spectre d'hôtes et répartition géographique

Si l'on excepte les animaux domestiques, les *Nematodirus* sont en majorité parasites d'Odocoileinae (Cervidae) et de Caprinae (Bovidae) en zone holarctique.

Dans cette zone, certaines espèces parasitent aussi d'autres Ruminants : Moschinae, Cervinae (Cervidae), Bovinae, Antilopinae (Bovidae), Antilocapridae et Camelidae, mais les espèces rencontrées sont également parasites soit d'Odocoileinae, soit de Caprinae. Quatre espèces, 2 en zone paléarctique, 2 en zone néarctique, sont décrites chez des Rongeurs.

En dehors de la région holarctique, 3 espèces parasites d'animaux sauvages sont décrites en zone néotropicale, une chez le *Mazama* (Odocoileinae), une chez le Pécari (Tayassuidés), une chez le Lama et la Vigogne (Camelidae).

Les *Nematodirus* apparaissent donc, contrairement à la plupart des Trichostongles, comme des parasites de pays tempérés, et même de pays froids et d'altitude. Leur présence en zone tropicale est secondaire et s'explique, comme nous le verrons plus loin, soit par la migration des hôtes (pour le *Mazama* et les Camelidae), qui a entraîné la migration du parasite, soit par capture (Pécari).

En tenant compte de tous ces éléments et aussi du fait que, d'après Durette-Desset, 1979, le genre le plus primitif des Nematodirinae est le genre *Lamanema* Becklund, 1963, parasite de Camelidae en zone néotropicale, nous proposons l'hypothèse suivante :

Le genre *Nematodirus* aurait pris naissance en Amérique du Nord chez deux Camelidae, à partir d'ancêtres proches du genre *Lamanema*, parasite de Camelidae néotropicaux.

Le genre serait passé ensuite chez les Odocoileinae et les Caprinae néarctiques, pour arriver secondairement en zone paléarctique avec ses hôtes.

Ceci est conforme, d'une part aux éléments fournis par la morphologie, puisque les espèces les plus primitives se trouvent en zone néarctique, d'autre part à la paléobiogéographie des hôtes.

En effet, d'après les renseignements fournis par les Paléontologistes, les Camelidae sont originaires d'Amérique du Nord, où ils sont apparus à la fin de l'Oligocène.

A la fin du Pliocène, les Camelidae sont passés d'une part en Eurasie, d'autre part en Amérique du Sud, où, seuls, quelques représentants existent encore actuellement.

Au Pléistocène, les Camelidae ont disparu d'Amérique du Nord, où les Odocoileinae et les Caprinae, d'origine paléarctique, se trouvaient déjà, les premiers étant arrivés au Miocène, les seconds au Pléistocène. L'évolution des *Nematodirus* se serait poursuivie en région paléarctique, ce qui serait un argument pour confronter l'hypothèse d'un retour en arrière des Caprinae et des Odocoileinae par le détroit de Behring.

En accord avec Durette-Desset, 1979, nous pensons que les Nematodirinae se sont individualisés à partir de Molineinae primitifs et, plus particulièrement, à notre avis, de Molineinae parasites de Batraciens, vu les grandes ressemblances existant entre une bourse caudale d'*Oswaldocruzia* et celle d'un *Nematodirus*.

Cependant, contrairement à cet auteur, nous pensons que l'origine de la sous-famille doit être située en Amérique du Nord, à partir de parasites de Camelidae. Ces parasites avaient probablement encore une côte dorsale non divisée. Le genre actuel, *Lamanema*, parasite de Camelidae néotropicaux, serait donc une relique nous donnant une idée de ce que pouvaient être ces parasites au moment où la sous-famille s'est diversifiée.

A partir du genre *Nematodirus*, l'évolution des Nematodirinae se serait poursuivie, d'une part chez les Ruminants eux-mêmes en zone holarctique (genre *Nematodirella*, avec atrophie de l'utérus antérieur et augmentation du nombre des arêtes), d'autre part chez les Lagomorphes (genres *Nematodiroides* et *Rauschia*, avec apparition d'axes d'orientation et de gradients de taille variés, chez les Leporidae holarctiques), (genre *Murielus*, avec perte de l'utérus postérieur et conservation d'un faible nombre d'arêtes cuticulaires, chez les Ochotonidae paléarctiques et orientaux).

REMERCIEMENTS. Nous remercions très vivement tous les collègues qui ont récolté le matériel étudié, ou nous l'ont transmis : Madame L. Hugonnet, de l'École Nationale Vétérinaire de Lyon (France), Monsieur I. Beveridge de l'Institute of Medical Veterinary Science, Frome Road, Adelaïde (Australie), et Monsieur E. Biocca, de l'Institut de Parasitologie de l'Université de Rome (Italie).

BIBLIOGRAPHIE

- AULT C. N. : Nematodes parasitos de los Bovinos y Ovinos en la Argentina (Segunda Nota). *Rev. Med. Veterinaria*, 1944, 26, 497-509.
BECKLUND W. W. : *Lamanema chavezii* gen. n. and *Nematodirus lamae* sp. n. (Nematoda : Trichostrongylidae) from the Alpaca, *Lama pacos*, and the Vicuña, *Vicugna vicugna*, in Perú. *J. Parasitol.*, 1963, 49, 1023-1027.

- BECKLUND W. W. : Suppression of *Nematodirus rufaevastitatis* Durbin and Honess, 1951, a Nematode described from *Ovis aries*, as a synonym of *Nematodirus davtianii* Grigorian, 1949. *Proc. Helm. Soc. Wash.*, 1966, 33, 199-201.
- BIOCCA E., BALBO T., COSTANTINI R. : *Nematodirus davtianii alpinus* subsp. n. gastro-intestinal nematode from steinbock, *Capra ibex*, and chamois, *Rupicapra rupicapra*, of the Parco Nazionale del Gran Paradiso, Italian Western Alps. *Parassitologia*, 1974, 16, 57-60.
- BIOCCA E., BALBO T., COSTANTINI R. : Su due nuove specie del genere *Nematodirus* parassiti di stambecchi e camosci : *Nematodirus ibicis* n. sp. e *Nematodirus rupicaprae* n. sp. *Parassitologia*, 1983 (sous presse).
- DIKMANS G. : Two new species of the nematode genus *Nematodirus* (Trichostrongylidae) from rabbits. *Proc. Helminth. Soc. Wash.*, 1937, 4, 65-67.
- DURBIN C. G., HONESS R. F. : A new roundworm, *Nematodirus rufaevastitatis* (Nematoda : Trichostrongylidae) from domestic sheep, *Ovis aries*, in Wyoming. *J. Wash. Acad. Sci.*, 1951, 41, 179-180.
- DURETTE-DESSET M.-C. : Les Nematodirinae (Nematoda) chez les Ruminants et chez les Lagomorphes. *Ann. Parasitol. Hum. Comp.*, 1979, 14, 313-329.
- DURETTE-DESSET M.-C., VAUCHER C. : Étude d'une collection de Nématodes parasites d'Amphibiens et de Reptiles du Cameroun. I. Trichostrongyloidea (Nematoda). *Rev. Suisse Zool.*, 1979, 86, 509-525.
- GRIGORIAN G. A. : Parasiticheskie tchervi bezoarovikh koz Armenii. *Trudi Armenian N.I.V.I.*, 1949, 6, 151-158.
- KULMAMATOV A. : The species composition of the genus *Nematodirus* Ransom, 1907. *Mater. Nauch. Konf. Vses. Obshch. Gel'mint.*, 1974, 26, 137-140.
- JANSEN J. : On *Nematodirus europaeus* n. sp. from the Small Intestine of the Roe Deer (*Capreolus capreolus*). *J. Helminthol.*, 1972, 46, 235-239.
- MAUPAS E., SEURAT L. G. : Sur un Nématode de l'intestin grêle du dromadaire. *C.R. Soc. Biol. Paris*, 1912, 73, 628-632.
- MAY H. G. : Observations on the nematode genus *Nematodirus*, with descriptions of new species. *Proc. U.S. Nat. Mus.*, 1920, 58, 577-588.
- NAZAROVA N. S., JARVIS T. Kh., PUZHAUSKAS R. V. : [A new species of nematode (Trichostrongylidae, Nematoda) from wild ruminants]. *Mater. Nauch. Konf. Vses. Obshch. Gel'mint.*, 1980, 32, 69-73.
- RAILLIET A. : Sur quelques parasites du dromadaire. *C.R. Soc. Biol.*, 1896, 10, 489-492.
- RAILLIET A., HENRY A. : Observations sur les Strongylidés du genre « *Nematodirus* ». *Bull. Soc. Path. Exot.*, 1912, 5, 35-39.
- RAJEWSKAJA S. A. : Zur Charakteristik der Nematoden der Gattung *Nematodirus* Ransom, 1907. *Zeitschr. Infektionskr., paras. Krankh. Hyg. Haust.*, 1931, 30, 112-136.
- RANSOM B. H. : The Nematodes parasitic in the alimentary tract of cattle, sheeps and other ruminants. *U.S. Dept. Agric., Bureau Animal Industry, Washington*, 1911, *Bull.* 127, 132 p.
- RUDOLPHI C. A. : Fortsetzung der Beobachtungen über die Eingeweide-würmer. *Arch. Zool. Zoot.*, 1802, 2, 23-25.
- SAMSON K. S. : The Synonymy of the ruminant parasites *Nematodirus oiratianus* Raevskaia, 1929 and *Nematodirus lanceolatus* Ault, 1944. *Proc. Helminth. Soc. Wash.*, 1968, 35, 52-53.
- SOKOLOVA I. V. : New Nematodes, *Nematodirus*, from the intestine of wild ruminants of Kazakhstan SSR. *Acad. Sci. Bull. n° 44*, 1948, *Parasitol. Ser.*, 6, 99-109.
- TRAVASSOS L. : Revisao da familia Trichostrongylidae Leiper, 1912. *Monogr. Inst. Oswaldo Cruz*, 1937, 1, 512 p.
- YORKE W., MAPLESTONE P. A. : *The Nematode parasites of vertebrates*. J.A. Churchill., London, 1926, 536 p.