SUR LE GENRE *SYPHARISTA* (OXYURIDAE, NEMATODA)

Étude morphologique — Systématique numérique — Paléobiogéographie

J. P. HUGOT*

RÉSUMÉ. *Étude d'espèces* : redescription de l'espèce type *Sypharista kamegaiti* Quentin, 1970 et de *S. inflata* Quentin et Krishnasamy, 1975 ; description de *S. pachylabiata* n. sp. et de *S. cynocephali* n. sp. parasites de *Cynocephalus variegatus* (Dermoptera) en Malaisie. Les *Sypharista* sont des parasites spécifiques des écureuils : la présence des deux parasites nouveaux chez un Dermoptère est interprétée comme un cas de parasitisme transfuge.

Systématique numérique : les treize espèces suffisamment connues du genre *Sypharista* (qui en comporte quinze) sont comparées par la méthode de l'analyse numérique. Les résultats de cette analyse conduisent à la subdivision des *Sypharista* en trois sous-genres : s.g. *Sypharista* pour l'unique espèce japonaise ; s.g. *Quentinema* n. sg. pour les parasites de Sciurinés et de Petauristinés de la sous-canopée dans la région orientale ; s.g. *Petauxyuris* n. sg. pour les parasites de Petauristinés et de Sciurinés de la canopée, dans la région orientale.

Paléobiogéographie : les résultats de l'analyse numérique recoupés avec ceux de la Géologie et ceux de la Paléontologie des hôtes permettent d'essayer de reconstituer l'histoire évolutive des *Sypharista*. *Oligocène* : apparition des *Sypharista*, isolement de la lignée japonaise (s.g. *Sypharista*). *Miocène* : différenciation des deux lignées orientales (s.g. *Quentinema* et s.g. *Petauxyuris*) ; la lignée *Quentinema* concurrencée chez les écureuils de la sous-canopée par d'autres parasites, cesse de se développer ; la lignée *Petauxyuris* isolée chez les écureuils de la canopée (*Petaurista* et *Ratufa*) passe dans les îles de la Sonde à la faveur de la régression messinienne. *Plio-Pleistocène* : les transgressions et régressions successives qui accompagnent les glaciations du Quaternaire entraînent l'apparition d'espèces vicariantes entre la Malaisie continentale et les îles de la Sonde, chez les écureuils de la canopée (s.g. *Petauxyuris*).

The genus *Sypharista* (Oxyuridae, Nematoda). Morphological study. Numerical systematic. Paleobiogeography.

SUMMARY. *Morphology* : re-description of *Sypharista kamegaiti* Quentin, 1970 and *S. inflata* Quentin and Krishnasamy, 1975 ; description of *S. pachylabiata* n. sp. and *S. cynocephali* n. sp. parasitic in *Cynocephalus variegatus* Audebert (Dermoptera) West-Malaysia. The *Sypharista* are specific parasites of Squirrels. The new species parasitic in *Cynocephalus* are interpreted as « trans-fuge » parasites.

Numerical systematic : the genus *Sypharista* includes fifteen species. For thirteen of these species, morphological study is sufficient to permit the analysis by numerical method as perfected by Camin and Sokal. The results of this analysis lead to distinguish three sub-genera in *Sypharista* :

* Laboratoire de Zoologie (Vers) associé au CNRS, 61, rue Buffon, F 75231 Paris Cedex 05.

Accepté le 20 avril 1984.

s.g. *Sypharista* for the single Japanese species ; s.g. *Quentinema* n.s.g. for species parasitic in Squirrels of the sub-canopy in the Eastern region ; s.g. *Petauxyuris* n.s.g. for species parasitic in Squirrels of the canopy in the Eastern region.

Paleobiogeography : In connection with Geological data and with the Paleontology of their hosts the evolutive story of the *Sypharista* can be reconstituted as follows : *Oligocène*, the appearance of the *Sypharista* ; isolation of the Japanese lineage (s.g. *Sypharista*). *Miocène*, différenciation of two Eastern lineages (s.g. *Quentinema* and s.g. *Petauxyuris*) ; the lineage *Quentinema* competes unsuccessfully with other parasites in Squirrels of the sub-canopee and stops its developement ; the lineage *Petauxyuris* isolated in Squirrels of the canopee (*Petaurista* and *Ratufa*) spreads to the Sunda Islands during the Messinian. *Plio-Pleistocene*, successive marine regressions and transgressions accompanying glaciations and interglaciations during the Quaternary lead to the appearance of several vicariant couples of species between Continental Malaya and Sunda Islands, in the Squirrels of the canopy (s.g. *Petauxyuris*).

Introduction

Quentin (1970) a créé le genre *Sypharista* pour une nouvelle espèce parasite d'un écureuil volant japonais. Quentin et Krishnasamy (1975) ont ensuite décrit dans ce genre huit nouvelles espèces (*tableau I*) également parasites d'écureuils volants, mais dans la région orientale (Malaisie continentale et Bornéo).

Les *Sypharista* sont morphologiquement très proches de tout un groupe d'Oxyures de Rongeurs, autrefois réunis dans le genre *Syphacia* Seurat, 1916, dont ils se distinguent toutefois par la forme particulière de leur gubernaculum dont le crochet accessoire porte deux fortes cornes postérieures, (*fig. 10* [3]) et par l'évolution également particulière de leurs ailes latérales (*fig. 10* [7]-[16]) qui après s'être dédoublées, tendent à disparaître. Dans un travail précédent (Hugot, 1981) nous avons revu la systématique de l'ensemble de ces formes (*Syphacia* et *Sypharista*) ce qui nous a conduit :

1 — à distinguer trois lignées évolutives :

- a) g. *Syphacia sensu stricto* parasites exclusivement de Muroidea,
- b) g. *Syphatineria* (Chabaud et Biocca, 1955) et g. *Syphabulea* (Quentin et Krishnasamy, 1975) ; ces formes autrefois considérées comme des *Syphacia* sont parasites de Sciuroidea dans les régions éthiopienne, paléarctique, orientale et néarctiques,
- c) g. *Sypharista* parasite de Sciuroidea au Japon et dans la région orientale ;

2 — à ranger dans ce dernier genre trois espèces également parasites de Sciuroidea mais d'abord décrites par Quentin (1977) et Quentin et Krishnasamy (1975) dans le genre *Syphacia* (*tableau I*).

Dans le présent travail :

- 1 — nous décrivons ou redécrivons quatre espèces appartenant au genre *Sypharista*,

TABLEAU I. — Le genre *Sypharista* Quentin, 1970.

UTO	Sigle	Nom d'espèce	Hôtes	Localisation géographique
1	KAM	<i>kamegaii</i> Quentin, 1970	<i>Petaurista leucogenys</i> Thomas	Kanto, JAPON
2	DEN	<i>denticulata</i> Quentin et Krishnasamy, 1975	<i>P. petaurista</i> (Pallas) <i>Ratufa affinis</i> (Raffles)	Pangkalan Lobang, Niah River, Sarawak, EAST MALAYSIA
3	INF	<i>inflata</i> , id.	<i>P. petaurista</i> <i>Chiropodomys gliroides</i> (Blyth)	Kuala langat, Tg. Sepat, Sungei Blekan F.R., WEST-MALAYSIA
4	RAM	<i>ramachandrani</i> , id.	<i>P. petaurista</i> <i>Petinomys vordermanni</i> (Jentink) <i>Ratufa bicolor</i> (Sparrmann)	id. Selangor, WEST-MALAYSIA id.
5	TRI	<i>tridentata</i> , id.	<i>P. petaurista</i> <i>R. affinis</i>	Niah River, Sarawak Miri, EAST-MALAYSIA
6	SHA	<i>sharifi</i> , id.	<i>Petaurista elegans</i> (Müller)	Johore, WEST-MALAYSIA
7	KIN	<i>kinabaluensis</i> , id.	<i>P. elegans</i>	Bornéo Sabbah, EAST-MALAYSIA
8	CHA	<i>chaii</i> , id.	<i>P. elegans</i>	Johore, WEST-MALAYSIA
9	PAC	<i>pachylabiata</i> n. sp.	<i>Cynocephalus variegatus</i> Audebert	Kampong Tekok, WEST-MALAYSIA
10	CAL	<i>callosciuri</i> (Quentin, 1977)	<i>Callosciurus caniceps</i> (Gray)	Kuala Krai, WEST-MALAYSIA
11	MUU	<i>muuli</i> (Quentin et Krishnasamy, 1975)	<i>Petinomys genibarbis</i> (Horsfield)	Selangor Kkang, WEST-MALAYSIA
12	LON	<i>longicaudata</i> (id.)	<i>Pteromyscus pulverulentus</i> (Gunther)	Johore Segamat, WEST-MALAYSIA
13	CYN	<i>cynocephali</i> n. sp.	<i>C. variegatus</i>	Kampong, Tekok, WEST-MALAYSIA
14	TAY	<i>taylori</i> (Abdussalam, 1938)	<i>P. petaurista</i>	Mukteswar, Kumaon Hills, WESTERN-HIMALAYAS
15	IND	<i>indica</i> (Singh, 1962)	<i>P. petaurista</i>	id.

2 — nous essayons, par la méthode de l'analyse numérique, d'expliquer l'évolution morphologique de la lignée *Sypharista*,

3 — nous comparons les résultats de cette analyse aux données de la Paléobio-géographie.

Étude d'espèces

A - Matériel étudié

1 — *Parasite de Petaurista leucogenys nikkonis* Thomas :

12 ♂ et 12 ♀ de *Sypharista kamegaii* Quentin, 1970 collectés au Japon le 22/1/1958. Don du Dr. Satoru Kamegai. Meguro Parasitological Museum cat. n° 884 - MNHN 271 KH.

2 — *Parasites de Cynocephalus variegatus* Audebert :

- 1 ♂ et 1 ♀ de *S. inflata* Quentin et Krishnasamy, 1975,
- 1 ♂ et 1 L4 ♀ de *S. pachylabiata* n. sp.,
- 1 ♂ de *S. cynocephali* n. sp.,

collectés à Pahang Pulan Tioman, Kampong Tekok (West-Malaisia) le 13/8/1970. MNHN 597 KL. Ces parasites étaient associés à de nombreux spécimens d'autres oxyures appartenant au genre *Auchenacanta* Baylis, 1929.

B - Morphologie1 — *Parasites de P. leucogenys**Sypharista kamegaii* Quentin, 1970

— Redescription

Caractères ♂ : trois lèvres faiblement développées, dents œsophagiennes simples, papilles céphaliques disposées en « carré » (*fig. 1 B et C*) ; ailes cervicales triangulaires en section transversale (*fig. 1 E*) se prolongeant sans interruption par des ailes latérales moins développées (*fig. 1 F et G*) s'éteignant au milieu du corps (*fig. 1 A*) ; sur tout le corps, en avant du cloaque, les stries cuticulaires se recouvrent légèrement de l'avant vers l'arrière (*fig. 1 A*), cette ornementation est plus développée dans la région œsophagienne où les stries sont plus espacées (*fig. 1 D*) ; en arrière du pore excréteur et sur une longueur d'environ 350 µm, chaque strie cuticulaire ventrale est interrompue par un sillon, dans sa partie médiane (*fig. 1 M*) ; troisième paire de papilles caudales éloignée du cloaque et très faiblement pédonculée (*fig. 1 H*) ; spicule et gubernaculum courts et fortement chitinoïdes (*fig. 1 L*) ; crochet accessoire massif, prolongé latéralement par deux fortes cornes chitinoïdes (*fig. 1 I et K*).

Caractères ♀ : trois lèvres bordent l'ouverture buccale, recouvrant trois dents œsophagiennes complexes, portant chacune quatre appendices disposés symétriquement (*fig. 2 C et D*) ; papilles céphaliques disposées en « carré » ; ailes cervicales et latérales simples et très faiblement développées (*fig. 2 H, I, J et K*) ; dans la région cervicale existe une ornementation comparable à celle observée chez les mâles, mais plus spécialisée (*fig. 2 A, B, D, E et H*) ; cette ornementation s'atténue dans la région postérieure de l'œsophage (*fig. 2 B et G*) et disparaît avant le pore excréteur ; œuf figuré en 3 F.

— Mensurations (*tableau II*)

— Discussion : les caractères et les mensurations de nos spécimens correspondent à ceux décrits par Quentin (1970), ils proviennent du même hôte et de la même région, nous les identifions à *S. kamegaii*.

2 — *Parasites de Cynocephalus variegatus*

TABLEAU II. — Le genre *Sypharista* Quentin, 1970.

Mensurations en μm	LON	MUU	KIN	CHA	SHA	DEN	INF	PAC	RAM	CAL	TRI	CYN	TAY	IND	KAM	
Écart des pores amphidiaux	40	30	25	15	22	15	15	20	15	15	15	8	—	—	15	males
Longueur du corps	1600	1540	3300	2120	1600	1000	1630	1300	1650	1000	880	830	1650	2253	1275	
Largeur du corps	200	115	165	135	115	65	95	50	80	60	50	55	95	135	45	
Longueur de l'œsophage total	250	340	500	460	275	290	340	300	345	130	165	175	325	380	220	
Dimensions du bulbe	80	60	110	100	50	75	75	50	50	35	30	30	75	80	40	
Distance apex : anneau nerveux	80	90	90	135	95	100	125	120	120	90	75	70	120	155	80	
pore excréteur	500	425	800	550	420	300	485	435	455	360	310	320	560	715	520	
Longueur du spicule	117	106	200	198	110	90	114	106	138	63	50	52	155	160	60	
Longueur du gubernaculum	67	50	80	70	50	40	45	45	48	42	25	31	65	66	38	
Longueur de la queue	350	200	350	210	170	250	270	245	335	135	130	134	295	385	155	
Longueur de la pointe caudale	300	160	260	160	130	225	125	200	270	100	110	114	240	285	95	
Écart des pores amphidiaux	65	35	40	15	35	25	30	15	30	25	25	—	—	—	45	femelles
Longueur du corps	10000	3300	8000	3000	4650	4000	3850	1620	4750	2700	5400	—	3845	5260	5880	
Largeur du corps	630	250	500	340	450	280	310	65	250	165	350	—	235	325	225	
Longueur de l'œsophage total	440	390	670	480	500	375	310	310	570	430	780	—	460	480	770	
Dimensions du bulbe	150	90	130	130	100	75	60	50	130	90	150	—	115	130	100	
Distance apex : anneau nerveux	160	110	110	150	125	145	110	140	140	110	250	—	105	—	240	
pore excréteur	1050	535	940	580	650	850	800	430	930	600	1250	6	810	1000	1460	
vulve	1380	665	1450	710	820	1000	960	500	1150	700	1470	—	960	1270	1630	
Dimensions des œufs	105 × 35	115 × 35	90 × 25	80 × 25	110 × 30	80 × 20	95 × 25	—	95 × 25	80 × 25	90 × 25	—	80 × 20	95 × 30	80 × 25	
Longueur de la queue	4500	680	1900	400	1100	700	500	288	670	500	930	—	500	750	770

FIG. 1. — *Sypharista kamegaii* Quentin, 1970 - ♂

A, vue latérale droite ; B, tête vue apicale ; C, tête, coupe optique passant par les amphides, en vue ventrale ; D, région cervicale, vue latérale ; E, coupe transversale du corps dans la région cervicale ; F, *id.*, au milieu du corps ; G, détail de la précédente (aile latérale) ; H, bourse caudale, vue ventrale ; I, *id.*, détail de la région cloacale ; J, bourse caudale, vue latérale droite ; K, *id.*, détail de la région cloacale ; L, *id.*, détail des organes copulateurs en coupe optique ; M, détail de l'ornementation cuticulaire ventrale.

Valeur de l'échelle : A, 250 μ m ; B, C, E, G, I, K, L et M, 50 μ m ; D, F, H et J, 100 μ m.

FIG. 2. — *Sypharista kamegaii* Quentin, 1970 - ♀

A, vue latérale gauche ; B, *id.*, détail de l'ornementation cuticulaire cervicale ; C, tête, vue apicale ; D, *id.*, coupe en vue ventrale, montrent l'ornementation des dents œsophagiennes ; E, *id.*, coupe optique en vue ventrale ; F, œuf ; G, détail de l'ornementation cuticulaire et de la ligne latérale dans la région du bulbe œsophagien ; H, coupe transversale du corps dans la région cervicale ; I, *id.*, détail ; J, coupe transversale au milieu du corps ; K, *id.*, détail.

Valeur de l'échelle : A, 1 600 μ m ; B, 500 μ m ; C, D, E, I et K, 50 μ m ; F, G et H, 100 μ m ; J, 250 μ m.

FIG. 3. — *Sypharista inflata* Quentin et Krishnasamy, 1975. - ♂

A, tête vue apicale ; B, aile latérale au milieu du corps, détail en vue latérale ; C, *id.*, coupe transversale ; D, vue latérale gauche ; E, coupe optique en vue latérale, montrant le détail de l'ornementation cuticulaire et de la glande génitale ; F, coupe transversale du corps dans la même région ; G, organes copulateurs en vue latérale gauche ; H, *id.*, détail ; I, région du cloaque vue latérale gauche ; J, *id.*, vue ventrale.

Valeur de l'échelle : A, B, C, E, H et J, 50 μm ; D, 250 μm ; F et G, 100 μm .

FIG. 4. — *Sypharista inflata* Quentin et Krishnasamy, 1975. - ♀

A, tête vue apicale ; B, *id.*, coupe optique au niveau des dents œsophagiennes ; C, *id.*, coupe en vue ventrale ; D, vue latérale gauche ; E, œuf ; F, coupe transversale au milieu du corps ; G, *id.*, détail.

Valeur de l'échelle : A, B, C et G, 50 μ m ; D, 800 μ m ; E, 100 μ m ; F, 250 μ m.

Sypharista inflata Quentin et Krishnasamy, 1975

— Redescription : voir *figures 3 et 4* et Quentin et Krishnasamy (1975). Chez le mâle il existe en arrière du bulbe œsophagien et en avant du mamelon une ornementation cuticulaire comparable à celle du mâle de *S. kamegaii* (*fig. 3 D et E*) ; cette ornementation constituée par le chevauchement des stries cuticulaires successives

est moins accentuée que dans l'espèce précédente et n'est pas observée dans la région cervicale ; l'aile cervicale n'est pas différenciée ; l'aile latérale est dédoublée (*fig. 3 C et F*). Chez la femelle une ornementation cervicale analogue à celle de *S. kamegaii* est également observée (*fig. 4 D*) mais elle est beaucoup moins spécialisée ; l'aile latérale est dédoublée, comme chez le mâle, mais les reliefs sont très atténués (*fig. 4 F et G*).

— Mensurations (*tableau II*)

— Discussion : les caractères et les mensurations de nos spécimens correspondent à ceux de *S. inflata* Quentin et Krishnasamy, 1975 et nous les identifions à cette espèce.

Sypharista pachylabiata n. sp.

— Description

Caractères ♂ : bouche entourée par trois lèvres renforcées par d'épais bourrelets chitinoïdes (*fig. 5 B, C, D et E*) découvrant trois dents œsophagiennes simples ; papilles céphaliques ventrales rapprochées des amphides (*fig. 5 B*) ; ailes cervicales non différenciées ; ailes latérales dédoublées (*fig. 4 F, G et H*) ; en arrière du pore excréteur et en avant du mamelon ventral les stries cuticulaires successives se recouvrent comme dans les deux espèces précédentes (*fig. 5 A et F*) mais cette ornementation est beaucoup moins développée ; troisième paire de papilles caudales relativement plus rapprochée du cloaque que dans les deux espèces précédentes et fortement pédonculée (*fig. 5 A et I*) ; crochet accessoire prolongé latéralement par deux fortes cornes chitinoïdes comme dans toutes les autres espèces du genre et orné de deux petites pointes près de son apex (*fig. 5 I, J et K*).

Caractères ♀ : (larve L4) : bouches bordées par trois lèvres, dents œsophagiennes simples, papilles céphaliques disposées en carré (*fig. 6 B et C*) ; ornementation cervicale du même type que celle observée chez *S. inflata* (*fig. 6 C*) ; aile latérale dédoublée (*fig. 6 D, E et F*).

— Mensurations (*tableau II*)

— Discussion : une seule autre espèce décrite dans le genre *Sypharista* présente, comme nos spécimens, un mamelon unique associé chez le mâle à deux petites pointes chitinoïdes à l'apex du crochet accessoire : *S. ramachandrani* Quentin et Krishnasamy, 1975. Nos spécimens s'en distinguent par l'ornementation particulière des lèvres chez le mâle et par la longueur du spicule (106 μm contre 138 μm chez *S. ramachandrani* pour des longueurs de corps comparables). Nous proposons de les classer dans un nouveau taxon *Sypharista pachylabiata* n. sp.

Sypharista cynocephali n. sp.

— Description : voir *figure 7* et la description de *Sypharista tridentata* Quentin et Krishnasamy, 1975.

FIG. 5. — *Sypharista pachylabiata* n. sp. - ♂

A, vue latérale gauche ; B, tête, vue apicale ; C, *id.*, vue dorsale ; D, *id.*, coupe optique passant par les amphides ; E, *id.*, coupe optique passant par les renforcements chitinoïdes dorsaux ; F, détail de l'ornementation cuticulaire et de l'aile latérale au milieu du corps ; G, coupe transversale au milieu du corps ; H, *id.*, détail ; I, bourse caudale, vue ventrale ; J, *id.*, détail de la région cloacale en vue latérale gauche ; K, organes copulateurs, vue latérale gauche.

Valeur de l'échelle : A, 250 μ m ; B, C, D, E, F, H, I, J et K, 50 μ m ; G, 100 μ m.

FIG. 6. — *Sypharista pachylabiata* n. sp. - L4 ♀

A, vue latérale gauche ; B, tête, vue apicale ; C, *id.*, coupe optique en vue ventrale ; D, aile latérale, vue latérale ; E, coupe transversale au milieu du corps ; F, *id.*, détail ; G, région vulvaire, vue latérale droite ; H, *id.*, vue ventrale.

Valeur de l'échelle : A, 500 μ m ; B, C, D, F, G, H, 50 μ m ; E, 100 μ m.

— Mensurations (tableau II)

— Discussion : l'espèce la plus proche par ses caractères et ses mensurations est *S. tridentata* parasite de *Petaurista petaurisa* (Pallas) et *Ratufa affinis* (Raffles) à Bornéo. Nos spécimens s'en distinguent par leur ornementation ventrale plus simple (un seul mamelon au lieu de deux) et par la forme différente de la pointe de leur spicule (simple ici, sigmoïde chez *S. tridentata*). En outre nos spécimens ont été

FIG. 7. — *Sypharista cynocephali* n. sp. - ♂

A, vue latérale droite ; B, tête, vue apicale ; C, *id.*, coupe optique en vue ventrale ; D, région du cloaque, vue latérale droite ; E, organes copulateurs, vue latérale droite ; F, région du cloaque, vue ventrale ; G, détail du mamelon, vue ventrale ; H, coupe transversale au milieu du corps ; I, aile latérale, vue latérale ; J, *id.*, coupe transversale au milieu du corps ; K, *id.*, coupe transversale au niveau du mamelon.

Valeur de l'échelle : A, 100 μ m ; J et K, 25 μ m ; le reste 50 μ m.

récoltés en Malaisie continentale et ceux de *S. tridentata* à Bornéo. Nous considérons qu'ils appartiennent à une espèce nouvelle : *Sypharista cynocephali* n. sp.

Analyse numérique

A - Méthode

Nous utilisons la méthode de taxonomie numérique mise au point par Camin et Sokal (1965) et décrite en français par Daget (1966) ; la description résumée que nous en donnons ci-dessous est faite en grande partie d'emprunts à ce dernier travail.

1 — Principes

La technique que nous utilisons consiste à comparer des groupes taxonomiques (unités taxonomiques opérationnelles = UTO) deux à deux à l'aide de caractères quantitatifs ou qualitatifs préalablement codés en tenant compte des règles suivantes :

- a) pour l'ensemble des UTO les caractères envisagés se présentent au moins dans deux états, représentant deux stades différents d'évolution,
- b) les différents états dans lesquels se présentent les caractères peuvent être classés dans un ordre logique, celui des valeurs numériques dans le cas des caractères quantitatifs, celui d'une transformation progressive dans le cas des caractères qualitatifs,
- c) un sens peut être fixé à l'évolution, la valeur code zéro étant attribuée à l'état le plus primitif, et les valeurs 1, 2, 3... étant attribuées aux états apparus successivement au cours de l'évolution,
- d) l'évolution est irréversible : pour chaque caractère l'état zéro ne s'est réalisé qu'une fois pour l'ensemble des UTO considérés ; les autres états ont pu se réaliser indépendamment plusieurs fois au cours de l'évolution.

2 — Technique de calcul

- a) Matrice des valeurs codes.

Pour chaque UTO et pour chaque caractère, la valeur code correspondante est portée dans un tableau à deux entrées : les colonnes représentent les UTO, les lignes les caractères. Ce tableau constitue la *matrice des valeurs codes* (tableau I).

- b) Matrice standardisée.

Pour chaque ligne (donc pour chaque caractère) on calcule la moyenne et l'écart type des valeurs codes qui y sont inscrites. Ces valeurs permettent de passer à la *matrice standardisée* dans laquelle chaque valeur code est remplacée par son écart à la moyenne de la ligne correspondante, divisée par l'écart type.

c) Matrice des distances taxonomiques.

On considère dans un espace à x dimensions (x étant égal au nombre de lignes, donc au nombre de caractères utilisés) les y points (un point par UTO) qui ont pour coordonnées, selon x axes orthogonaux correspondant à chacun des x caractères, les valeurs inscrites dans chaque colonne de la matrice standardisée. La distance entre deux points est calculée de la manière suivante : le carré de la distance entre deux points (donc entre deux UTO) est égal à la somme des carrés des différences entre les valeurs des colonnes correspondant à chacune des deux UTO, inscrites sur une même ligne. En divisant cette somme par x , on obtient le carré de la distance taxonomique. Cette distance mesure la proximité taxonomique entre les deux UTO considérés, lorsqu'on attribue une valeur évolutive identique à chacun des x caractères considérés. Cette méthode permet de comparer deux à deux l'ensemble des UTO pour chaque ligne, donc pour chaque caractère. Les calculs effectués permettent de construire la *matrice des distances taxonomiques* qui est un tableau à y lignes et y colonnes, symétrique par rapport à la diagonale qui ne comporte que des zéros.

3 — Représentation graphique des résultats

La *matrice des distances taxonomiques* permet de construire un dendrogramme. Pour cela on assemble progressivement les UTO ou les groupes d'UTO dont la distance moyenne est la plus faible (la description plus détaillée de la construction d'un dendrogramme est donné plus loin).

B - Analyse du genre *Sypharista*

1 — Choix et définition des UTO

Le genre *Sypharista* comprend actuellement quinze espèces, dont treize seulement sont suffisamment connues pour pouvoir être étudiées par la méthode de l'analyse numérique. Le *tableau I* donne la liste des noms des treize UTO et des quinze espèces, le(s) nom(s) du(es) hôte(s), leur localisation géographique, ainsi qu'un sigle de trois lettres qui servira à désigner chacune d'entre elles pour la suite, dans les tableaux et les diagrammes.

2 — Définition et codage des caractères (fig. 8)*

a) Caractères mâles.

1 — Caractères qualitatifs :

caractère [1] — les pédoncules de la troisième paire de papilles caudales,

* L'évolution des caractères céphaliques, cuticulaires et génitaux chez les Oxyuridae parasites de Rongeurs a été largement discutée dans des travaux précédents (voir Quentin, 1971 et 1973, Quentin et Krishnasamy, 1975 et Hugot, 1981 et 1982). C'est pourquoi nous nous limitons ici à l'exposé du codage qui est le point de départ nécessaire de l'analyse numérique.

FIG. 8. — *Sypharista* Quentin, 1970. Analyse des caractères morphologiques (explications dans le texte).

grêles et rapprochés chez les espèces les plus primitives deviennent progressivement plus forts et glissent de part et d'autre de la pointe caudale :

pédoncules faiblement développés	0
» moyennement »	1
» fortement »	2

caractère [2] — la pointe du spicule, simple à l'état plésiomorphe, peut évoluer vers deux types morphologiques différents :

pointe simple	0
élargie en spatule	1
plus crochet dorsal	2
lancéolée	—1
lancéolée et sigmoïde	—2

caractère [3] — le crochet accessoire au gubernaculum se complique progressivement :

deux cornes ventro-latérales	0
deux petites pointes chitinoïdes à l'apex	1
bourrelet chitinoïde postérieur	2

caractère [4] — ornementation cuticulaire ventrale ; l'état plésiomorphe est celui décrit chez *S. kamegaii* plus haut, chez les autres espèces cette ornementation se spécialise au niveau de mamelons dont le nombre augmente chez les espèces les plus évoluées :

ornementation simple	0
un mamelon	1
deux mamelons	2
trois mamelons	3

caractère [5] — l'aile cervicale peut être :

absente	0
ou présente	1

caractère [6] — dans les espèces primitives les stries cuticulaires des mâles se recouvrent légèrement ; cette ornementation peut, soit disparaître, soit se spécialiser dans la région cervicale comme chez *S. kamegaii* :

ornementation simple	0
ornementation absente	1
ornementation hypertrophiée	—1

caractère [7] — l'aile latérale est simple dans sa forme plésiomorphe ; dans ses formes plus évoluées elle se dédouble en deux crêtes parallèles qui s'atténuent progressivement pour ne plus former qu'une légère dépression à la surface cuticulaire ; chez les femelles (caractère [16]) on observe la même évolution mais la femelle est toujours plus évoluée que le mâle de la même espèce ; chez les femelles la réduction

de l'aile latérale peut atteindre son stade ultime : les stries cuticulaires transversales ne sont alors plus interrompues sur la ligne latérale :

aile latérale simple	0
aile latérale dédoublée	1
crêtes atténuées	2

crêtes absentes, stries transversales :

discontinues	4
continues	3

caractère [8] — les lèvres qui encadrent l'ouverture buccale deviennent progressivement plus importantes ou bien au contraire s'invaginent ; chez les mâles l'invagination s'accompagne de l'apparition d'épaississements chitinoïdes ; chez les femelles (caractère [17]) l'invagination s'accompagne de la subdivision de chaque lèvre en trois lobules :

lèvres réduites	0
lèvres développées	1
lèvres hypertrophiées	2
lèvres invaginées	—1

caractère [9] — dans l'état plésiomorphe les papilles céphaliques équidistantes des amphides semblent disposées aux quatre sommets d'un carré ; dans les formes les plus évoluées les papilles ventrales, puis les papilles dorsales se rapprochent des amphides :

papilles céphaliques en carré	0
ventrales rapprochées des amphides	1
dorsales rapprochées des amphides	2

caractère [10] — les papilles céphaliques* peuvent évoluer dans deux directions opposées :

papilles simples	0
papilles grosses et sessiles	—1
papilles petites et pédonculées	1

2 — Caractères quantitatifs :

caractère [11] — dans les formes les plus évoluées la troisième paire de papilles caudales est relativement plus proche du cloaque, ce que l'on peut évaluer en calculant

* L'évolution des lèvres et celle des papilles céphaliques sont évidemment liées. Mais le tableau III (matrice des valeurs codes) montre que les différents caractères qui participent à cette évolution ([8] et [17] - [9] et [20] - [10] et [21]) n'évoluent pas à la même vitesse et se combinent de manières différentes selon les espèces. Il nous paraît par conséquent justifié de les distinguer,

le rapport entre la longueur de la pointe caudale et la longueur totale de la queue* ; cette valeur augmente progressivement :

<u>longueur pointe caudale</u>	< 0,70 μm	0
<u>longueur de la queue</u>	$\geq 0,70$	< 0,80 μm 1
	$\geq 0,80$	2

caractère [12] — la taille du spicule augmente chez les formes les plus évoluées :

longueur du spicule	< 100 μm	0
	$\geq 100 \mu\text{m}$	< 120 μm 1
	$\geq 120 \mu\text{m}$	2

caractère [13] — la longueur du gubernaculum augmente chez les formes les plus évoluées :

longueur du gubernaculum	< 50 μm	0
	$\geq 50 \mu\text{m}$	< 70 μm 1
	$\geq 70 \mu\text{m}$	2

caractère [14] — le pore excréteur est plus proche de l'apex dans les formes les plus évoluées :

<u>longueur du corps — longueur de la queue</u>		
<u>distance apex : pore excréteur</u>		
	< 3	0
	$\geq 3 \leq 3,6$	1
	> 3,6	2

b) Caractères femelles.

1 — Caractères qualitatifs :

caractère [15] — même évolution que pour le caractère [6] :

ornementation cervicale réduite ou absente	0
hypertrophiée	1

caractère [16] — voir [7].

caractère [17] — voir [8].

caractère [18] — le cadre buccal d'abord simple s'épaissit puis s'orne de denticules en nombre impair croissant, disposés symétriquement sur chaque dent œsophagienne :

cadre buccal simple	0
renforcé	1
trois denticules	2
cinq denticules	3

* Après Quentin (1970) nous définissons la « pointe caudale » comme la portion de la queue située en arrière de la dernière paire de papilles caudales. Les évolutions des caractères [1] et [11] sont probablement liées, mais là encore, elles ne sont pas synchrones, ce qui nous conduit à les distinguer.

caractère [19] — des appendices, en nombre pair peuvent apparaître à la base des dents œsophagiennes :

appendices absents	0
présents	1

caractère [20] — voir [9].

caractère [21] — voir [10].

2 — Caractères quantitatifs :

caractère [22] — dans les formes les plus évoluées la vulve est relativement plus proche de l'apex :

rapport longueur du corps — longueur de la queue

distance apex : vulve	
< 3,5	0
≥ 3,5 < 3,9	1
≥ 3,9	2

3 — Construction des dendrogrammes

Les résultats de l'analyse sont figurés graphiquement sous forme de dendrogrammes. Ces dendrogrammes sont construits en utilisant la *stratégie d'agrégation par la moyenne* (voir exemple ci-dessous et Fénelon, 1981). Sur chaque dendrogramme sont indiqués : le sigle de trois lettres représentant chaque UTO ; la somme des valeurs codes pour chaque UTO (somme en valeurs absolues de chaque colonne) qui reflète globalement son degré de spécialisation ; une lettre représentant l'origine géographique de l'hôte : w (West-Malaysia) – b (Bornéo) – j (Japon) – h (Himalaya) ; les noms des hôtes principaux : Pte. (*Pteromyscus*) – Pet. (*Petinomys*) – Cal. (*Callosciurus*) – P. (*Petaurista*) – leuc. (*Leucogenys*)*.

Exemple : construction du dendrogramme A. La matrice des valeurs codes est représentée sur le *tableau III* et la matrice correspondante des distances taxonomiques sur le *tableau IV*. Pour construire le dendrogramme on recherche les couples d'UTO les plus proches (distances taxonomiques les plus faibles) ce qui permet de construire LON-MUU = 0,897, puis KIN-CHA = 0,771 et enfin IN-FRAM = 0,493. On recherche ensuite les UTO dont la moyenne des distances à chacun des couples sont les plus faibles, par exemple SHA (KIN-CHA) = 0,97 ou DEN (IN-FRAM) = 0,734 ; puis de proche en proche on assemble les UTO ou les groupes d'UTO dont la moyenne des distances est la plus faible. Pour la représentation graphique, les distances entre les UTO sont reportées à l'aide d'une échelle arbitraire.

* On remarque que les deux espèces nouvelles *S. cynocephali* n. sp. et *S. pachylabiata* n. sp. sont désignées sur le dendrogramme D comme des parasites de *P. petaurista*, et non de *Cynocephalus*. Cette interprétation est justifiée plus loin.

TABLEAU III. — *Sypharista* Quentin, 1970 : matrice des valeurs codes.

	LON	MUU	KIN	CHA	SHA	DEN	INF	RAM	TRI	CAL	KAM	PAC	CYN
1	2	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	2	0
2	0	-1	-2	-2	-2	2	1	0	-2	-1	0	0	0
3	0	0	2	1	1	0	0	1	0	0	0	1	0
4	3	3	3	3	2	1	1	1	2	2	0	1	1
5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
6	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	-1	0	0
7	3	2	2	2	1	2	1	1	1	1	0	2	1
8	2	1	1	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1
9	2	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0	1	1
10	0	1	0	1	0	0	0	0	1	-1	0	0	0
11	2	2	1	1	1	2	2	2	2	1	0	2	2
12	1	1	2	2	1	0	1	2	0	0	0	1	0
13	1	1	2	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0
14	1	2	2	2	2	1	1	1	0	0	0	0	0
T♂	18	17	20	19	13	9	8	9	10	7	2	10	6
15	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-1		
16	4	3	3	3	1	2	1	2	2	2	0		
17	2	-1	-1	-1	-1	-1	-1	-1	-1	1	1		
18	1	1	3	2	1	3	2	2	2	1	0		
19	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1		
20	2	1	1	2	1	0	0	0	0	1	0		
21	-1	-1	1	0	0	1	1	1	1	-1	-1		
22	2	2	2	1	2	0	1	1	0	0	0		
T♀	12	9	11	9	6	7	6	7	6	6	4		
T♂♀	30	26	31	28	19	16	14	16	16	13	6		

TABLEAU IV. — *Sypharista* Quentin, 1970 : matrice des distances taxonomiques correspondant au dendrogramme A.

	LON	MUU	KIN	CHA	SHA	DEN	INF	RAM	TRI	CAL	KAM
LON	0										
MUU	0,897	0									
KIN	1,485	1,201	0								
CHA	1,403	1,185	0,771	0							
SHA	1,597	1,030	1,015	0,925	0						
DEN	1,717	1,400	1,594	1,553	1,338	0					
INF	1,744	1,302	1,468	1,427	1,008	0,610	0				
RAM	1,732	1,295	1,231	1,268	0,941	0,858	0,493	0			
TRI	1,740	1,463	1,527	1,431	1,310	1,093	1,004	1,076	0		
CAL	1,592	1,142	1,683	1,596	1,244	1,219	1,180	1,263	1,121	0	
KAM	2,549	2,213	2,501	2,356	1,970	1,946	1,824	1,933	1,911	1,635	0

C - Résultats

1 — Dendrogramme A (fig. 9)

Il est construit à l'aide des vingt-deux caractères et pour les onze UTO dont les mâles et les femelles sont connus. On peut distinguer :

- 1 — un groupe dans lequel sont rassemblées toutes les espèces orientales et qui s'oppose à la seule espèce japonaise (KAM),
- 2 — à l'intérieur du groupe oriental deux sous-groupes :
 - a) les parasites de *P. petaurista* et le parasite de *Callosciurus* (CAL),
 - b) les parasites de *P. elegans* et les deux espèces parasites d'écureuils volants autres que des *Petaurista* : LON et MUU.

On note d'autre part une nette tendance des UTO à s'agréger en fonction de leur degré global de spécialisation (exprimé par la somme des valeurs absolues des colonnes).

2 — Dendrogramme B. (fig. 9)

Il concerne les mêmes UTO que le précédent mais pour le construire, seuls les caractères des femelles (caractères [15] à [22]) ont été utilisés. On retrouve l'opposition de l'espèce japonaise à l'ensemble des espèces orientales, mais la structure et la répartition des sous-groupes ne sont plus les mêmes :

- a) l'ensemble des parasites de *Petaurista* orientaux s'oppose aux trois autres espèces,
- b) à l'intérieur de cet ensemble les parasites de *P. elegans* s'opposent à ceux de *P. petaurista*.

3 — Dendrogramme C et D. (fig. 10)

C est le symétrique de B, c'est-à-dire que seuls les caractères des mâles (caractères [1] à [14]) ont été utilisés pour le construire. D dérive de C : seuls les caractères mâles sont utilisés et on a introduit dans la matrice des valeurs codes deux colonnes supplémentaires correspondant aux deux nouvelles espèces dont seuls des mâles sont connus (PAC et CYN). On remarque que :

- 1 — Dans les deux cas la disposition générale du dendrogramme A est conservée.
- 2 — Dans le dendrogramme D :
 - a) l'introduction des taxons supplémentaires ne modifie pas le schéma d'ensemble (le dendrogramme D est donc probablement peu différent de celui qui aurait été obtenu en utilisant tous les caractères pour les treize UTO),
 - b) les parasites de *Cynocephalus* (PAC et CYN) sont étroitement associés au sous-groupe des parasites de *P. petaurista*.

FIG. 9. — Dendrogrammes A et B (explications dans le texte).

FIG. 10 — Dendrogrammes C et D (explications dans le texte).

D - Interprétation

1 — *Parasite du Petaurista japonais* (KAM)

Dans tous les cas ce taxon est isolé et sa distance taxonomique aux autres UTO est la plus grande. Cette espèce est en effet celle qui possède le plus de caractères à l'état plésiomorphe (code O) et celle dont les caractères spécialisés indiquent presque toujours des directions d'évolution opposées à celles de l'ensemble des autres espèces pour les mêmes caractères. Chez les Oxyuridae les caractères des femelles évoluent plus vite, ce qui explique que le dendrogramme B accuse ces différences.

Nous interprétons cette espèce comme le résultat d'une séparation précoce dans l'histoire du genre que l'on peut, étant donné sa répartition actuelle, attribuer à l'isolement géographique.

L'évolution particulière de cette espèce nous conduit à l'isoler dans le sous-genre *Sypharista*.

2 — *Parasites de Cynocephalus variegatus* (PAC et CYN)

Ces deux espèces sont très proches des parasites de *P. petaurista* et dans le prélèvement elles étaient associées à une troisième espèce (INF) spécifique du même écureuil volant. Une capture vraie par le Dermoptère aurait conduit, comme c'est la règle chez les Nématodes, à une hyperspécialisation qui devrait se traduire sur le dendrogramme par l'isolement des deux taxons nouveaux. Il s'agit donc plus probablement de parasites transfuges, transportés passivement par un hôte non spécifique et c'est pourquoi nous interprétons ces espèces comme des parasites de *P. petaurista*.

3 — *Parasites de Petaurista orientaux*

Dans tous les dendrogrammes on trouve associés en sous-groupes : d'une part les parasites de *P. petaurista*, d'autre part les parasites de *P. elegans*. Dans le dendrogramme B (caractères femelles) ces deux sous-groupes sont rassemblés et s'opposent alors aux trois autres espèces femelles (CAL – MUU – LON). L'examen du tableau des valeurs codes montre que dans ces deux groupes les tendances évolutives, pour les caractères céphaliques, sont divergentes :

1 — chez les parasites de *Petaurista* orientaux les lèvres s'invaginent et les papilles céphaliques deviennent plus petites et pédonculées,

2 — chez les trois autres espèces orientales, au contraire, le masque facial tend à se dilater : les lèvres deviennent plus importantes et les papilles plus grosses.

On sait que chez les Oxyuridae et plus particulièrement chez les femelles, les caractères céphaliques évoluent rapidement et permettent d'individualiser de petites lignées au niveau générique ou infra-générique (voir Quentin 1971 et 1973 et Hugot 1981 et 1983).

L'évolution céphalique des parasites de *Petaurista* orientaux est particulièrement originale puisque chez les Oxyuridae on observe presque toujours l'évolution inverse (tendance à la dilatation du masque facial). Il paraît donc justifié de traiter ces parasites comme un ensemble monophylétique et nous proposons de les classer dans un sous-genre particulier : *Petauxyuris* n. sg.

4 — *Autres parasites orientaux* (CAL – LON – MUU)

a) Parasite de *Callosciurus* (CAL).

C'est la seule espèce du genre dont l'hôte ne soit pas un Petauristiné (écureuil volant). Parmi les espèces orientales c'est également la moins spécialisée. Or une capture tardive dans l'histoire évolutive du genre aurait produit une forme hyperspécialisée. Ce parasite doit donc être interprété comme le résultat d'un isolement précoce chez un hôte particulier, intervenu avant l'individualisation de la lignée *Petauxyuris* dont il ne possède aucun des caractères originaux.

b) Autres espèces (LON-MUU).

L'évolution des caractères céphaliques dans ces deux espèces et chez le parasite du *Callosciurus* s'opposent à celle des mêmes caractères pour toutes les autres espèces orientales (*Petauxyuris* n. sg.). Or ces deux groupes morphologiques ont également des hôtes aux caractéristiques écologiques différentes : *Callosciurus* (Sciuriné), *Pteromyscus* et *Petinomys* (Petauristinés) sont des écureuils de la sous-canopée alors que les *Petaurista* (Petauristinés) sont caractéristiques de la canopée (voir Quentin et Krishnasamy, 1975)*.

Nous proposons par conséquent pour les trois espèces de la sous-canopée un sous-genre nouveau : *Quentinema* n. sg. dédié à J. C. Quentin.

5 — *Couples d'espèces*

Les trois couples KIN-CHA, DEN-INF et TRI-CYN (dendrogramme D) ont des caractéristiques communes :

- 1 — les distances entre les espèces dans chaque couple sont les plus faibles,
- 2 — pour chaque couple les hôtes appartiennent à la même espèce,
- 3 — chaque couple associe une espèce plus spécialisée originaire de Bornéo à une espèce moins spécialisée originaire de Malaisie continentale.

Nous interprétons chacun de ces couples comme des vicariances.

* Les *Ratufa* (Sciurinés) fréquemment parasités par les mêmes *Sypharista* que les *Petaurista* (voir tableau I) sont également des écureuils de la canopée.

Paléobiogéographie

Les résultats de l'analyse numérique recoupés avec ceux de la Paléontologie et de la Géologie permettent de tenter de reconstituer l'histoire évolutive des *Sypharista*. Ces hypothèses sont représentées sur la figure 11.

FIG. 11. — *Sypharista* Quentin, 1970. Schéma récapitulatif des subdivisions taxonomiques et des hypothèses concernant l'évolution. Les distances entre les bifurcations successives, sur ce dendrogramme sont représentées arbitrairement en fonction de leur chronologie supposée : nous avons néanmoins conservé, dans la mesure du possible, les proportions des dendrogrammes précédents. Les deux espèces de l'Himalaya sont très proches entre elles pour les caractères que l'on connaît, et leurs mensurations respectives sont très peu différentes de celles de *S. ramachandrani* : c'est pourquoi ces trois espèces sont rapprochées sur le schéma.

Oligocène

Les premiers Sciuridés fossiles connus sont holarctiques et datent de cette époque (Black, 1972). L'isolement géologique du Japon date de la limite Oligocène-Miocène (Termier et Termier, 1979). La fin de l'Oligocène s'est accompagnée d'une aridification qui a repoussé vers le sud la limite des forêts d'Eurasie et donc les écureuils arboricoles qui y vivaient.

Si l'isolement de l'espèce japonaise (s.g. *Sypharista*) est contemporain de celui du Japon il aurait par conséquent eu des causes à la fois climatologiques et géologiques. L'apparition de la lignée *Sypharista*, nécessairement antérieure à cet événement, serait donc liée à celle des Sciuridés holarctiques. Enfin les hôtes fondamentaux du genre seraient les *Petaurista*, ou leurs ancêtres immédiats.

Miocène

C'est l'époque à laquelle se met en place la faune actuelle des Mammifères. La fin du Miocène (Messinien) est marquée par une nouvelle phase d'aridité accompagnée d'une régression marine au cours de laquelle les îles de la Sonde se sont trouvées réunies, entre elles et au continent (Termier et Termier, 1979).

La diversification des *Sypharista* orientaux serait donc contemporaine de celle des écureuils dans la même région, et aurait abouti :

- 1 — à la dichotomie *Quentinema*/*Petauxyuris* qui correspond à l'opposition sous-canopée/canopée,
- 2 — au développement et à la spécialisation de la lignée *Petauxyuris* qui aurait, à la faveur de l'intermède messinien, atteint l'archipel de la Sonde.

Le peu de réussite de la petite lignée *Quentinema* peut s'expliquer par un phénomène de concurrence :

- 1 — d'autres parasites appartenant aux genres *Syphatineria* (Chabaud et Biocca, 1955) et *Syphabulea* (Quentin et Krishnasamy, 1975) sont beaucoup plus fréquents et plus abondants chez les écureuils de la sous-canopée, dans la région orientale,
- 2 — dans un travail précédent (Hugot, 1981) nous avons montré que les *Syphatineria* et les *Syphabulea*, ont une origine probablement circum-méditerranéenne et qu'ils ont atteint la région orientale, et plus particulièrement la sous-région malaise, au cours de leur évolution.

Plio-Pliéistocène

L'existence de plusieurs couples d'espèces vicariantes entre la Malaisie continentale et Bornéo chez les *Petauxyuris*, pourrait s'expliquer par une succession d'isollements géographiques probablement contemporains des régressions et transgressions marines successives, accompagnant les glaciations quaternaires.

Conclusion

L'analyse numérique appliquée à la Systématique par la méthode de la classification ascendante hiérarchique (utilisée ici) a souvent été opposée à la méthode cladistique qui tend vers le même but, une taxonomie établie en fonction d'hypothèses phylogénétiques, mais avec d'autres moyens d'analyses et de raisonnement. Or, l'examen du *tableau III* (matrice des valeurs codes) montre que la subdivision du genre *Sypharista* considéré comme un ensemble monophylétique, en trois lignées (correspondant aux trois sous-genres), serait obtenue de manière semblable par la méthode cladistique. Par contre à l'intérieur de chaque sous-genre, et singulièrement de *Petauxyuris* n. sg. l'hétérobathmie des caractères est telle, que la méthode cladistique se révèle inapplicable. L'analyse numérique prend alors le relais et fournit des résultats dont les correspondances avec les facteurs paléobiogéographiques (extérieurs à l'analyse numérique) semblent aboutir à une reconstitution cohérente de l'histoire évolutive du groupe. Dans le cas présent les deux méthodes ne nous paraissent donc pas antagonistes mais complémentaires.

Systématique

Le genre *Sypharista* Quentin, 1970 comprend trois sous-genres :

- s.g. *Sypharista* s.s., espèce type *S. (S.) kamegaii* Quentin, 1970
- s.g. *Petauxyuris* n. sg., espèce type *S. (P.) tridentata* Quentin et Krishnasamy, 1975
- s.g. *Quentinema* n. sg., espèce type *S. (Q.) callosciuri* (Quentin, 1977)

REMERCIEMENTS. Nous remercions : le Dr Satoru Kamegai qui nous a aimablement fait parvenir les spécimens de l'espèce japonaise ; Messieurs Joseph Nvekounou et Jean-François Murail qui ont conçu et mis au point le programme informatique utilisé pour l'analyse numérique.

BIBLIOGRAPHIE

- ABDUSSALAM M. : On a new nematode parasite of the Himalayan flying squirrel (*Pteromys inornatus* Geoffroy). *Proc. Indian Acad. Sci.*, 1938, 7, 323-326.
- BLACK C. C. : Holarctic evolution and dispersion of Squirrels (Rodentia, Sciuridae). *Evolutionary Biology*, New York, 1972, 6, 305-322.
- CAMIN J. H., SOKAL R. R. : A method for deducing branching sequences in phylogeny. *Evolution*, 1965, 19, 311-326.
- CHABAUD A. G., BIOCCE E. : Vicariances spécifiques (et non génériques) chez des Oxyures parasites de *Xerus* africains. Description des *Syphacia transafricana* n. sp., division du genre *Syphacia* Seurat, 1916. *Bull. Soc. zool. Fr.*, 1955, 80, 124-131.
- DAGET J. : Taxonomie numérique des Citharininae (Poissons, Characiformes). *Bull. Mus. Vatin. Hist. Nat.*, 2^e sér., 1966, 38, 376-386.
- FÉNELON J. P. : *Qu'est-ce que l'Analyse des Données*. Lefonen Edit., Paris, 1981, 311 p.
- HUGOT J. P. : Les Syphaciinae (Oxyuridae) parasites de Sciuridés. Évolution des genres *Syphacineria* et *Syphabulea*. *Mém. Mus. Natn. Hist. Nat., Paris*, sér. A, Zool., 1981, n° 121, 1-64.

- HUGOT J. P. : Sur le genre *Wellcomia* (Oxyuridae, Nematoda), parasite de Rongeurs archaïques. *Bull. Mus. Natn. Hist. Nat., Paris*, 4^e sér., 1982, 4, sect. A, 25-48.
- QUENTIN J. C. : Description d'un nouvel Oxyurinae *Sypharista kamegaii* n. gen., n. sp. parasite d'un Écureuil volant du Japon. *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.*, 2^e sér., 1970, 42, 989-995.
- QUENTIN J. C. : Morphologie comparée des structures céphaliques et génitales des Oxyures du genre *Syphacia*. *Ann. Parasit. Hum. Comp.*, 1971, 46, 15-60.
- QUENTIN J. C. : Les Oxyurinae de Rongeurs. *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.*, 3^e sér., Zoologie, 1973, 1045-1096.
- QUENTIN J. C., BETTERTON C., KRISHNASAMY M. : Oxyures nouveaux ou peu connus, parasites de Primates, de Rongeurs et de Dermoptères en Malaisie. Création du sous-genre *Colobenterobius* n. subgen. *Bull. Mus. Natn. Hist. Nat., Paris*, 4^e sér., 1979, 1, section A, 1031-1050.
- QUENTIN J. C., KRISHNASAMY M. : Oxyures de Rongeurs : spéciation des Oxyures parasites de Rongeurs Petauristins en Malaisie. *Mém. Mus. Natn. Hist. Nat., Paris*, Sér. A, Zoologie, 1975, 94, 1-50.
- SEURAT L. G. : Sur les Oxyures de Mammifères. *C.R. Soc. Biol.*, 1916, 79, 64-68.
- SINGH K. S. : Parasitological survey of Kumann region. Part III. *Wellcomia indica* n. sp. (Oxyuridae, Nematoda) from the flying squirrels. *Ind. J. Helminth.*, 1962, 14, 31-46.
- TERMIER H., TERMIER G. : Histoire de la Terre. *P.U.F.*, Paris, 1979, 430 p.
-