Zeitschrift: Bulletin de la Société Neuchâteloise des Sciences Naturelles
Herausgeber: Société Neuchâteloise des Sciences Naturelles
Band: 69 (1944)

Artikel: A propos de la spécificité parasitaire des strigeida
Autor: Dubois, Georges
DOI: https://doi.org/10.5169/seals-88774

Nutzungsbedingungen
Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Mehr erfahren

Conditions d'utilisation
L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. En savoir plus

Terms of use
The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. Find out more

Download PDF: 14.10.2025

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, https://www.e-periodica.ch

A la mémoire de mon maître,
le professeur Dr OTTO FUHRMANN.

A PROPOS DE LA SPÉCIFICITÉ PARASITAIRE DES STRIGEIDA

par

GEORGES DUBOIS

AVEC 14 TABLEAUX, 3 DIAGRAMMES ET 2 FIGURES

PRÉAMBULE

Dans l'introduction à la « Monographie des Strigeida » (1938), nous nous étions réservé d'exposer et de discuter les nombreux faits relatifs à l'adaptation des *Strigeida* à leurs hôtes. La consultation des différents tableaux de « spécificité », établis à propos de chaque genre, celle des listes d'hôtes de chaque espèce, ou encore la comparaison des tables alphabétiques des hôtes et de leurs parasites, qui terminent l'ouvrage, auront appelé la réflexion sur ce problème majeur, peut-être prématurément posé, mais dont la solution prévisible promet une interprétation plus assurée du parasitisme et de l'évolution de ces Helminthes.

C'est en considérant simultanément le caractère anatomo-topographique, relatif à la distribution des glandes vitellogènes dans les segments antérieur ou postérieur du corps, et le caractère biologique d'adaptation, que nous avons entrevu l'importance des notions qui seront développées dans la seconde partie de ce travail et qui nous apparaissent comme les corollaires de cette thèse de la spécificité parasitaire, que d'aucuns, aujourd'hui encore, se refusent à considérer. C'est ainsi que, dans une étude récente, CHANDLER (1942, p. 158-159, 164 et 166) suggère d'invalider la distinction établie entre les *Alariinae* et les *Diplostominae*, sous-familles qui ne sont « séparées morphologiquement que sur la base d'une distribution des glandes vitellogènes ». Il nous semble que le défenseur de cette opinion réfutable eût mieux fait de se référer à l'adaptation évidente de la quasi-totalité des parasites de ces deux groupes aux Mammifères et aux Oiseaux respectivement, plutôt que de considérer une prétendue variabilité de la limite des follicules dans le genre *Fibricola* Dub. *(Alariinae)*, auquel il attribue,

par erreur d'identification, une nouvelle espèce de *Diplostominae*, motif de toute la discussion !

C'est d'ailleurs par des considérations sur la spécificité qu'on a distingué les uns des autres plusieurs parasites longtemps confondus :

Strigea strigis (Schrank) [*Strigidae*] de *Strigea falconis* Szid. [*Falconidae*] (cf. Szidat, 1929, p. 696-697);
Ophiosoma patagiatum (Crep.) [*Ardeidae*] de *Cardiocephalus longicollis* (Rud.) [*Laridae*] (cf. Szidat, 1929, p. 723);
Hysteromorpha triloba (Rud.) [*Phalacrocoracidae*] de *Bolbophorus confusus* (Krause) [*Pelecanidae*] (cf. Lühe, 1909, p. 159; Krause, 1914, p. 154 et suivantes);
Cotylurus erraticus (Rud.) [*Colymbidae*] de *Pseudapatemon elassocotylus* (Dub.) [*Charadriidae*] (cf. Monographie, p. 129-130 et 149).

C'est par adhésion à l'idée d'une spécificité en tout cas relative que le genre *Neodiplostomum* Rail. a été plusieurs fois épuré par le transfert d'espèces parasites de Reptiles ou de Mammifères à des groupes systématiques dans lesquels elles trouvèrent une place naturelle, puis démembré au moment de l'érection des genres *Posthodiplostomum* Dub., *Lophosicyadiplostomum* Dub. et *Mesoophorodiplostomum* Dub., dont la spécificité se révéla plus stricte;

que le genre *Diplostomum* Brand. (nec Nordm.), qui comptait huit espèces, a été également démembré : les trois premières seulement, *D. spathula* Brand. (nec Crep.) [cf. *Neodiplostomum spathoides* Dub.], *D. spathulaeforme* Brand. et *D. grande* Dies. [cf. *Posthodiplostomum grande* (Dies.)], étant des parasites d'Oiseaux, ont subsisté dans la famille des *Diplostomidae* Poir.; les cinq autres, hébergées par des Reptiles, ont été attribuées aux *Proterodiplostomidae* Dub.;

qu'*Ornithodiplostomum ptychocheilus* (Faust), parasite d'*Anatidae* et de *Mergidae*, a été exclu du genre *Paradiplostomum* La Rue, adapté aux Reptiles.

C'est par des considérations de même nature que nous croyons justifié de distinguer le genre *Posthodiplostomum* Dub. du genre *Neodiplostomum* Rail. (qui, d'ailleurs, s'opposent nettement par la structure de la bourse copulatrice), de séparer *Pseudapatemon* Dub. d'*Apatemon* Szid., l'un adapté aux *Charadrii*, l'autre aux *Anseres*, et de rétablir le genre *Pseudostrigea* Yamag., inféodé aux *Accipitres*, enfin d'envisager l'existence possible de deux espèces biologiques chez *Cotylurus cornutus* (Rud.), en se fondant en même temps sur les différences morphologiques des cercaires et les adaptations des métacercaires.

Nous nous proposons, dans cette étude, d'estimer le degré d'adaptation des genres et des espèces aux Vertébrés amniotiques qui les hébergent, de rechercher la spécificité de groupe, et, en

tenant compte des données obtenues par la réalisation expérimentale des cycles vitaux, de définir les affinités des parasites ou celles de leurs hôtes, enfin de poser les linéaments d'une esquisse phylogénétique.

Ces considérations seront fondées sur la connaissance des 247 espèces et des 62 genres décrits jusqu'en 1938 et répartis en 6 familles (dont fait mention la Monographie), auxquels s'ajoutent les formes nouvelles et les groupes systématiques établis depuis lors [1].

Fam. STRIGEIDAE Rail.
Subfam. STRIGEINAE Rail.
Subsubfam. STRIGEINI Dub.

Apharyngostrigea pipientis (Faust, 1918a) Olivier, 1939b, p. 28; 1940b, p. 447, 452, 459-467, pl. I, fig. 14-17, pl. II, fig. 18-30, pl. III, fig. 31, 32, 36, 37, du Pigeon domestique (hôte expérimental) [Etats-Unis].

Strigea falconis var. *japonensis* Yamag., 1939, p. 198-199, pl. XX, fig. 33, de *Buteo buteo burmanicus* Hume [Japon].

Subsubfam. COTYLURINI Dub.

Apatemon casarcus Vidyarthi, 1937b, p. 317-318, fig. 2, de *Casarca rutila* (Pall.) [Inde][2].

Apatemon indicus Vidyarthi, 1937b, p. 315-317, fig. 1, de *Casarca rutila* (Pall.) [Inde].

Cotylurus ban Yamag., 1939, p. 201, pl. XXVI, fig. 54-55, de *Gallinula chloropus indicus* Blyth. [Japon].

Cotylurus orientalis Vidyarthi, 1937b, p. 321-323, fig. 4, de *Anas crecca* L. [Inde].

Pseudapatemon aldousi McIntosh, 1940a, p. 14-16, fig. 1, de *Philohela minor* (Gm.) [Amérique du Nord].

Pseudostrigea Yamag., 1933, que nous avons considéré comme synonyme d'*Apatemon* Szid. (cf. Monographie, p. 96, 110), est à rétablir, puisque son espèce-type a été retrouvée par l'auteur (1939, p. 200) dans deux nouveaux hôtes de l'ordre des *Accipitres* et qu'une seconde forme congénérique, également parasite d'un Rapace diurne, a été décrite par VIDYARTHI (1937b, p. 318-321, fig. 3 = Monographie, p. 491, fig. F)[3].

[1] L'interruption des échanges avec l'étranger a limité la documentation de cette étude aux travaux parus jusqu'en avril 1942.

[2] Cette espèce, dont les œufs n'ont pas été mesurés, nous paraît mal caractérisée et peu distincte des espèces congénériques orientales, notamment d'*Apatemon fuligulae* Yamag. et d'*A. japonicus* Ishii. VIDYARTHI la prétend différente de la première et avoue qu'il ne l'a pas comparée à la seconde, n'ayant pu obtenir le travail de ISHII (1933).

[3] En conséquence, la clé de détermination des *Cotylurini* de forme trapue et dépourvus de bulbe génital (cf. Monographie, p. 28, chiffres 9 et 11) se trouve modifiée au chiffre 12 de la façon suivante :

12. Partie distale de l'utérus rectiligne, traversant un cône génital et débouchant dans la paroi antérieure de la bourse copulatrice. Ductus ejaculatorius s'ouvrant oblique-

Pseudostrigea buteonis Yamag., 1933, génotype hébergé par *Buteo buteo japonicus* Temm. et Schleg. (hôte-type), *Circus aeruginosus aeruginosus* (L.) et *Nisaëtus nipalensis orientalis* (Temm. et Schleg.) [Japon].

Pseudostrigea sarcogyponis Vidyarthi, 1937b, parasite de *Sarcogyps calvus* (Scop.) [Inde].

Fam. DIPLOSTOMIDAE Poir.
Subfam. DIPLOSTOMINAE Mont.
Subsubfam. DIPLOSTOMINI Dub.

Diplostomum ketupanensis Vidyarthi, 1937a, p. 22, 23-26, fig. 1, de *Ketupa zelonensis handwickii* Gr. [Inde].

Diplostomum buteii Vidyarthi, 1937a, p. 22, 26-28, fig. 2, de *Buteo rufinus* Rüpp. [Inde].

Diplostomum micradenum (Cort et Brackett, 1938b) Olivier, 1938, p. 27; 1940b, p. 447, 448, 449-459, 466-467, pl. I, fig. 1-13, pl. III, fig. 33-35, du Pigeon domestique (hôte expérimental) [Etats-Unis].

Enhydridiplostomum fosteri (McIntosh) mihi, cf. p. 12.

Neodiplostomoides Vidyarthi, 1938, p. 34-35.

Neodiplostomoides mehrii Vidyarthi, 1938, p. 33-34, 35, fig. 1-2, de *Hieraaëtus fasciatus* (Vieill.) [Inde].

Neodiplostomum calaophilum n. sp., de *Dichoceros bicornis* L. (« Horn Bill ») [Inde]. Syn.: *Neodiplostomum cochleare* Verma, 1936a, p. 176, nec Krause. Nous avions considéré ce parasite comme une nouvelle variété de *N. cochleare* (Krause), la distinguant de la forme-type par son adaptation aux *Upupae* et par les dimensions beaucoup plus grandes des œufs (100/80 μ contre 86-96/52-63 μ)[4]. Présentement, nous inclinons à l'idée qu'il s'agit, en tout cas, d'une espèce biologique distincte.

Neodiplostomum strigis Yamag., 1939, p. 193, pl. XXVII, fig. 59, de *Strix uralensis hondoensis* (Clark) [Japon].

Posthodiplostomum larai (Refuerzo et Garcia, 1937) Dub., 1938, de *Bubulcus coromandus* Bodd. [Philippines]. Syn.: *Neodiplostomum larai* Refuerzo et Garcia, 1937, p. 137-141, pl. I, fig. 1-2, pl. II, fig. 1-2.

ment à perpendiculairement dans l'utérus, à l'entrée dans le cône génital. Absence de poche éjaculatrice. Pore génital terminal . . . . . 12a.

— Partie distale de l'utérus procurvée, débouchant dans la paroi postérieure de la bourse copulatrice, soit directement, soit au sommet d'un petit cône génital rétractile. Ductus ejaculatorius parallèle à l'utérus dans lequel il débouche peu avant l'arrivée dans la bourse. Présence d'une poche éjaculatrice. Pore génital subterminal, dorsal. Parasites de *Charadrii* . . . . . *Pseudapatemon*

12a. Cône génital non délimité du parenchyme. Parasites d'*Anseres* . . . *Apatemon*

— Cône génital bien délimité, « inclus dans une capsule de fines fibres musculaires ». Parasites d'*Accipitres* . . . . . *Pseudostrigea*

[4] Les œufs de la variété *N. cochleare japonicum* Dub. – qui répond à la forme décrite par YAMAGUTI (1935, p. 177-178) — mesurent 96 μ/54-60 μ.

Posthodiplostomum podicipitis (Yamag., 1939) mihi, de *Podiceps ruficollis japonicus* Hartert [Japon]. Syn.: *Ornithodiplostomum podicipitis* Yamag., 1939, p. 195-196, pl. XXI, fig. 35.
Pseudoglossodiplostomum hieraetii (Vidyarthi) mihi, cf. p. 12.
Theriodiplostomum texensis (Chandler) mihi, cf. p. 12.

Subsubfam. CRASSIPHIALINI Dub.

Cercocotyla Yamag., 1939, p. 198.
Cercocotyla cerylis Yamag., 1939, p. 197-198, pl. XXI, fig. 36, de *Ceryle lugubris lugubris* (Temm.) [Japon].
Pseudodiplostomum major Yamag., 1939, p. 194-195, pl. XX, fig. 32, de *Ceryle lugubris lugubris* (Temm.) [Japon].
Uvulifer cochlearis (Verma, 1936) mihi, d'*Alcedo atthis ispida* L. [Inde]. Syn. : *Pseudodiplostomum cochlearis* Verma, 1936a, p. 177, 178.

Subfam. ALARIINAE Hall et Wigd.

Alaria intermedia (Olivier et Odlaug, 1938) Odlaug, 1940, p. 490-510, pl. I et II (11 fig.), du Chat et du Chien [Etats-Unis].
Fibricola laruei Miller, 1940, p. 333-335, de *Procyon lotor* L. [Canada].
Pharyngostomum congolense Van den Berghe, 1939, p. 199-205, fig. 1-4, de *Genetta tigrina aequatorialis*, *Bufo regularis* Reuss et *Cinixys belliana* Gray [Congo belge].

Fam. PROTERODIPLOSTOMIDAE Dub.
Supersubfam. PROTERODIPLOSTOMIDI Dub.
Subfam. PROTERODIPLOSTOMINAE Dub.

Archaeodiplostomum Dub., 1944, p. 357-358.
Archaeodiplostomum acetabulata (Byrd et Reiber, 1942) Dub., 1944, p. 356-358, fig. 1-2, d'*Alligator mississipiensis* (Daud.) [Etats-Unis]. Syn.: *Pseudoneodiplostomum acetabulata* Byrd et Reiber, 1942, p. 51-52, 66, pl. I, fig. 1-2.

Subfam. POLYCOTYLINAE Mont.

Pseudocrocodilicola Byrd et Reiber, 1942, p. 55, 66.
Pseudocrocodilicola americaniense Byrd et Reiber, 1942, p. 55-56, 66, pl. IV, fig. 7-8, d'*Alligator mississipiensis* (Daud.) [Etats-Unis].
Pseudocrocodilicola georgiana Byrd et Reiber, 1942, p. 56-57, 66, pl. V, fig. 9-10, d'*Alligator mississipiensis* (Daud.) [Etats-Unis].

Supersubfam. OPHIODIPLOSTOMIDI Dub.
Subfam. TRAVASSOSSTOMINAE Bhalerao

Travassosstominae Bhalerao, 1938, p. 85.
Travassosstomum Bhalerao, 1938, p. 85.
Travassosstomum natritis Bhalerao, 1938, p. 81-86, fig. 1-2, de *Tropidonotus piscator* (Schneid.) [Inde]. Génotype.
Travassosstomum tropidonotis (Vidyarthi, 1937) mihi, de *Tropidonotus piscator* (Schneid.) [Inde]. Syn.: *Proalarioides tropidonotis* Vidyarthi, 1937 c, p. 549-552, 1 fig. [5]

Fam. CYATHOCOTYLIDAE Poche
Subfam. CYATHOCOTYLINAE Mühl.

Cyathocotyle bambusicolae (Faust et Tang, 1938) mihi, de *Bambusicola thoracica* (Temm.) [Chine]. Syn.: *Linstowiella* (?) *bambusicolae* Faust et Tang, 1938, p. 161, 164, 165, 166, pl. I, fig. 4.
Cyathocotyle lutzi (Faust et Tang, 1938) mihi, de *Gallus domesticus* L. et *Anser* sp. [Chine]. Syn.: *Linstowiella* (?) *lutzi* Faust et Tang, 1938, p. 160, 164, 165, 166, pl. I, fig. 3 et pl. II, fig. 1.
Cyathocotyle szidatiana Faust et Tang, 1938, p. 159-160, 164, 165, pl. I, fig. 1-2, d'*Anas platyrhyncha* L. *domestica* [Chine].
Cyathocotyloides Szid., 1936, syn. de *Holostephanus* Szid., 1936, cf. YAMAGUTI, 1939, p. 205, l'espèce-type du premier genre devenant *Holostephanus curonensis* (Szid.) Yamag., et l'espèce additionnelle, *Holostephanus dubius* (Szid.) mihi. Cette synonymie est fondée sur le fait que les différences de dimensions de l'organe tribocytique ne suffisent pas à justifier la distinction des deux genres.
Holostephanus metorchis Yamag., 1939, p. 206-208, pl. XXIV, fig. 48, de *Milvus migrans lineatus* Gray (hôte expérimental) [Japon].
Holostephanus nipponicus Yamag., 1939, p. 204-206, pl. XXIV, fig. 46-47, de *Milvus migrans lineatus* Gray (hôte expérimental) [Japon].

Subfam. PROHEMISTOMINAE Lutz
Subsubfam. PROHEMISTOMINI Dub.

Mesostephanus milvi Yamag., 1939, p. 203-204, pl. XXVI, fig. 56, de *Milvus migrans lineatus* Gray [Japon].

Subsubfam. PROSOSTEPHANINI Dub.

Prosostephanus pagumae (Faust et Tang, 1938) mihi, de *Paguma larvata* Temm. et *Mustela* sp. [Chine]. Syn.: *Travassosella pagumae* Faust et Tang, 1938, p. 161-163, 165, pl. II, fig. 2.

[5] Cf. Monographie, p. 492, note infrapaginale.

Prosostephanus parvoviparus Faust et Tang, 1938, p. 163-164, 165, pl. II, fig. 3, de *Meles leptorhynchus* A. M.-Edw. [Chine].

Travassosella Faust et Tang, 1938, p. 161, 163, 165 (sans diagnose générique) doit être considéré comme synonyme de *Prosostephanus* Lutz, 1935, dont il ne se distingue que par l'absence de ventouse ventrale (caractère insuffisant, cf. Dubois, 1938, p. 424 et 425; cas identique à celui de *Paracyathocotyle* Szid., 1936, syn. de *Cyathocotyle* Mühl., 1896).

Nouveaux genres établis dans ce travail.

Didelphodiplostomum n. g.: *Diplostomini* à corps bisegmenté, à extrémité céphalique pourvue de pseudo-ventouses, à organe tribocytique de contour circulaire ou elliptique, dont le diamètre longitudinal atteint en moyenne les $^2/_5$ de la longueur du segment antérieur [6]; à segment postérieur en continuation directe du précédent, mais plus étroit et plus court que lui; à ovaire situé latéralement au niveau intersegmentaire, au-devant du premier testicule asymétrique et claviforme; à second testicule bilobé, orienté transversalement; à glandes vitellogènes plus denses dans le segment antérieur; à pore génital subterminal. Parasites de Mammifères [7].

Espèce-type : *Didelphodiplostomum variabile* (Chandler) [syn. *Proalaria variabilis* Chandler, 1932, p. 1-4, fig. 1-2; *Diplostomum variabile* (Chandler) Dub., 1937 a, p. 393; 1938, p. 195-196, fig. 122].

Theriodiplostomum n. g.: *Diplostomini* à corps nettement bisegmenté, à extrémité céphalique dépourvue de pseudo-ventouses, à organe tribocytique elliptique, dont le diamètre longitudinal atteint le $^1/_4$ ou le $^1/_3$ de la longueur du segment antérieur cochléariforme; à segment postérieur en continuation directe du précédent, mais nettement plus étroit et plus court que lui; à ovaire submédian, situé au niveau intersegmentaire, antérieur et contigu au premier testicule asymétriquement développé; à second testicule orienté transversalement, bilobé, excavé ventralement, souvent échancré postérieurement; à glandes vitellogènes composées de gros follicules, à densité plus forte dans le segment antérieur, situés ventralement dans le segment postérieur où ils tendent à se répartir en deux bandes parallèles qui atteignent ou dépassent le niveau du bord postérieur du second testicule [8]; à bourse copulatrice cunéiforme et peu profonde, s'ouvrant par un pore subterminal, et

[6] Les rapports extrêmes sont : 35/100 et 48/100.

[7] Bien qu'aucune différence anatomique importante n'oppose ce genre à *Diplostomum* Nordm., nous l'établissons en raison du caractère évolutif d'adaptation (cf. cas similaire de *Theriodiplostomum* n. g. et de *Pseudostrigea* Yamag., voir p. 7 et 24).

[8] Ce caractère anatomique distingue le genre *Theriodiplostomum* de *Fibricola* Dub., dont les follicules, comme chez certaines espèces d'*Alaria*, peuvent pénétrer dans le début du segment postérieur, mais avec une densité beaucoup plus faible, sans dépasser toutefois le niveau du réservoir vitellin.

dans la paroi postérieure de laquelle débouche le canal hermaphrodite procurvé, qui prolonge l'utérus. Cercaire à deux paires de cellules glandulaires latérales et préacétabulaires, et à une seule paire de protonéphridies au début du tronc caudal. Métacercaire non enkystée, vivant dans la cavité du corps du deuxième hôte [9]. Parasites de Mammifères.

Espèce-type : *Theriodiplostomum lucidum* (La Rue et Bosma) [syn. *Neodiplostomum lucidum* La Rue et Bosma, 1927, p. 124-125; Dub., 1938, p. 240-242, fig. 154].

Espèce congénérique : *Theriodiplostomum texensis* (Chandler) [syn. *Fibricola texensis* Chandler, 1942, p. 156-167, pl. I, fig. 1-3].

Enhydridiplostomum n. g.: *Diplostomini* à corps nettement bisegmenté, à extrémité céphalique pourvue de pseudo-ventouses, à organe tribocytique bien développé, oblong, elliptique et dont le bord frontal s'avance au delà du milieu du segment antérieur; à segment postérieur plus long que le précédent; à ovaire situé entre son $^1/_4$ et son $^1/_3$; à testicule antérieur légèrement asymétrique; à testicule postérieur plus grand et symétriquement développé; à bourse copulatrice grande et musculeuse, à pore dorsal subterminal, et dans la paroi postéro-ventrale de laquelle débouche le canal hermaphrodite. Parasites de Mammifères (Loutres).

Espèce-type : *Enhydridiplostomum fosteri* (McIntosh) [syn. *Diplostomum fosteri* McIntosh, 1940, p. 219-222, fig. A-C].

Espèce congénérique : *Enhydridiplostomum alarioides* (Dub.) [syn. *Diplostomum alarioides* Dub., 1937a, p. 392; 1938, p. 164-166, fig. 99-100].

Pseudoglossodiplostomum n. g.: *Diplostomini* à corps bisegmenté, mais sans constriction, à extrémité céphalique pourvue de pseudo-ventouses, à organe tribocytique circulaire, dont le diamètre longitudinal atteint les $^2/_5$ ou même la $^1/_2$ de la longueur du segment antérieur isodiamétrique et cochléariforme; à segment postérieur en continuation directe du précédent, de diamètre à peu près égal, mais plus long que lui; à ovaire médian, situé devant les testicules localisés eux-mêmes dans le deuxième quart du segment postérieur; à pore génital terminal ou subterminal. Parasites d'Oiseaux.

Espèce-type : *Pseudoglossodiplostomum hieraetii* (Vidyarthi) [syn. *Glossodiplostomum hieraetii* Vidyarthi, 1938, p. 36, 38, fig. 5, et *Glossodiplostomum buteoides* Vidyarthi, 1938, p. 38-39, fig. 6].

Nouvelle espèce établie dans ce travail.

Neodiplostomum calaophilum n. sp. [syn. *Neodiplostomum cochleare* Verma, 1936a, p. 176, nec Krause], de *Dichoceros bicornis* L. (cf. p. 8 et Monographie, p. 231).

[9] Par ce caractère biologique, le genre *Theriodiplostomum* se distingue de *Fibricola* Dub., dont les métacercaires émigrent dans les muscles pour s'y enkyster.

Hôtes nouveaux.

Phalacrocorax carbo hanedae Kuroda, pour *Hysteromorpha triloba* (Rud.) [YAMAGUTI, 1939, p. 202].

Bubo bubo tenuipes Clark, pour *Neodiplostomum cochleare* (Krause) [YAMAGUTI, 1939, p. 194].

Nycticorax nycticorax hoactli, pour *Posthodiplostomum minimum* (McCal.) [FERGUSON, 1940a, p. 365].

Circus aeruginosus (L.) et *Nisaëtus nipalensis orientalis* (Temm. et Schleg.), pour *Pseudostrigea buteonis* Yamag. [YAMAGUTI, 1939, p. 200].

Groupements systématiques nouveaux.

Voir p. 65-66 et Tableau de classification p. 67.

PREMIÈRE PARTIE

ADAPTATION DES STRIGEIDA A LEURS HÔTES

Spécificité parasitaire.

> Naturellement la spécificité parasitaire n'est pas une entité métaphysique absolue, mais un fait d'observation, résultant des données statistiques et correspondant à des propriétés susceptibles d'analyse et comportant des écarts. L'observation et même la vérification expérimentale montrent cependant d'une façon évidente la réalité de cette spécificité avec une extension qui suffit à en indiquer l'intérêt biologique.
>
> (CAULLERY : « Le problème de l'évolution », p. 147.)

Superfam. STRIGEIDES Dub.
Subfam. STRIGEINAE Rail.
Subsubfam. STRIGEINI Dub.

Strigeinae à follicules vitellogènes répartis dans les deux segments du corps.

Apharyngostrigea Ciurea. — Ce genre renferme 9 espèces sténoxènes, parasitant presque exclusivement les Ardéidés. Seule, *A. flexilis* Dub. a été trouvée chez *Circus macrourus* (Gm.). Cette exception confirme peut-être la relation de parenté entre les *Gressores* et les *Accipitres*. Le type, *A. cornu* (Zeder), est hébergé par 7 espèces d'Ardéiformes. Il s'agit donc bien de parasites primaires, ayant évolué dans le phylum hérodien et représentant le 23 % de la faune strigéidienne adaptée à cet ordre (cf. Monographie, p. 479).

Les essais d'infestation du Pigeon domestique par *A. pipientis* (Faust) [cf. OLIVIER, 1940b, p. 464] prouvent que cet oiseau « is not a field host for this species and is probably refractory, since only a few worms were obtained in the successful experiments ». Ces conclusions confirment celles que LUTZ (1931, p. 352) avait formulées, à savoir que « in Täubchen und Entchen keine vollständige Weiterentwicklung stattfand », tandis que le résultat était positif chez *Nyctanassa violacea* (L.). AZIM (1935), qui ne fait aucune mention du travail de LUTZ, échoue également en cherchant à infester deux jeunes canards, deux pigeons et deux *Milvus migrans aegyptius* (Gm.) = *M. parasiticus* Daud., tandis qu'il obtient sa nouvelle espèce d'*Ardeola ibis* (L.).

Gongylura Lutz. — Cf. genus *Strigea*, p. 17.

Ophiosoma Szid. — Le type du genre, *O. patagiatum* (Crep.) [syn. *Amphistoma longicolle* e.p. Rud.; *O. wedlii* Szid.], mentionné par CREPLIN (1846) et décrit par WEDL (1858), paraît assez exclusivement adapté au Butor (nous l'avons retrouvé 10 fois, dans 6 collections différentes); il fut cependant longtemps confondu avec *Cardiocephalus longicollis* (Rud.), parasite de Laridés, et cela dès l'origine, par RUDOLPHI lui-même (1819), qui, sous le même nom, associait les deux espèces (cf. Monographie, p. 51-52, historique). Les seuls cas douteux, empêchant d'affirmer une spécificité stricte aux Ardéidés, restent ceux que mentionnent STOSSICH (1890a, un seul exemplaire recueilli chez *Larus ridibundus* L.), MÜHLING (1898, un exemplaire d'EHRHARDT, provenant de *Larus canus* L.) et SZIDAT (1929a, exemplaires d'EHRHARDT, trouvés chez *Larus fuscus* L.).

Les espèces congénériques sont: *O. microcephalum* Szid., trouvée chez deux Falconidés du Brésil, et *O. macrocephalum* Verma, hébergée par *Hierococcyx varius* Vahl. [*Cuculi*], aux Indes.

L'adaptation de l'espèce européenne aux *Gressores* et de la forme brésilienne aux *Accipitres* accuse les affinités des phylums hérodien et raptorien.

Parastrigea Szid. — Les 3 espèces que renferme ce genre ont été trouvées chacune une seule fois dans trois ordres d'Oiseaux différents : *Accipitres*, *Gressores* et *Anseres*. De cette tolérante adaptation, on pourrait conclure à une spécificité de groupe, puisque, d'après BOUBIER, les Accipitriformes présentent certaines affinités avec les Ardéiformes (Ciconiidés), qui, eux-mêmes, sont apparentés aux Ansériformes par l'intermédiaire des *Phoenicopteri*. Selon FÜRBRINGER, le phylum ansérien se détacherait de la base du rameau qui, en trifurquant, donne les lignées raptorienne, hérodienne et stéganienne. On remarquera toutefois que *P. robusta* Szid. provient d'un Canard domestique (!), d'ailleurs fortement infesté, mais qui n'est peut-être qu'un hôte occasionnel.

Ridgeworthia Verma. — Une seule espèce, parasite de *Gressores*.

Strigea Abildg. — Ce genre, revisé par SZIDAT (1928b, 1929a), compte actuellement 20 espèces hébergées par 11 ordres d'Oiseaux. Douze d'entre elles n'ont été observées qu'une seule fois [10] et ne

[10] L'une de ces espèces, *S. flosculus* Nicoll, 1914, a été décrite d'après des spécimens provenant de *Podargus strigoides* Gould [*Caprimulgi*]. S. J. JOHNSTON (1917, p. 253) la cite comme parasite de *Dacelo gigas* (Bodd.), sans mentionner l'hôte-type. Considérant la spécificité stricte de tous les parasites d'*Halcyones*, nous révoquons en doute cette citation et, jusqu'à preuve du contraire, supprimons *S. flosculus* de la liste des Strigéidés hébergés par les oiseaux de cet ordre.

Une autre espèce, *S. nugax* Szid., semble provenir de *Mycteria americana* L. plutôt que de *Rhea americana* L. (cf. Monographie, p. 78). En raison de cette incertitude, elle ne figure pas dans la « Liste alphabétique des hôtes et de leurs parasites ».

peuvent, par conséquent, être considérées ici. Toutefois, deux de celles-ci, *S. intermedia* Szid. [Guinée française] et *S. suttoni* Dub. [Australie], sont comparables à *S. sphaerula* (Rud.) [Eurasie] et à *S. sphaerocephala* (Westr.) [Brésil], avec lesquelles elles forment un groupe naturel, étant toutes parasites de *Passeres*. L'espèce de RUDOLPHI a été trouvée environ 50 fois par différents auteurs, dans les genres *Corvus*, *Garrulus*, *Lanius* et *Trypanocorax*, appartenant à cet ordre d'Oiseaux, et une seule fois chez les *Coraciae* (*Coracias garrulus* L.) par CIUREA (cf. Monographie, p. 85); peut-être s'agit-il d'une variété ou même d'une espèce biologique ? Cette adaptation permet d'appuyer l'opinion de FUHRMANN (1908, p. 16): « Die Coraciiformes scheinen nicht sehr scharf abzutrennen zu sein von den Passeriformes », tout en la rapportant aux *Coraciae* s. str. (c'est-à-dire au sens de FÜRBRINGER et de STRESEMANN)[11]. En effet, chez les *Cestodes*, il existe une spécificité de groupe entre les Coraciiformes et les Passériformes, qui possèdent en commun les genres *Biuterina* Fuhrm. et *Hymenolepis* Weinl., avec des espèces distinctes (cf. FUHRMANN, 1932, p. 283 et 297-300).

L'espèce décrite par WESTRUMB a été recueillie deux fois, dans deux hôtes différents (cf. Monographie, p. 83).

Les six espèces restantes sont tributaires des *Accipitres* ou des *Striges*. La spécificité de groupe se révèle avec évidence dans leur adaptation à l'un ou à l'autre de ces ordres (voir le tableau p. 19). Deux d'entre elles méritent une mention spéciale : l'une, *S. vaginata* (Brand.), que LUTZ (1933) attribue à son nouveau genre *Gongylura*, est inféodée aux Vautours américains (*Cathartidae*), dont trois ou quatre espèces sur six figurent parmi les hôtes; huit cas d'infestation sont mentionnés : Musée de Vienne, n° 31, 36, 103, 136, 244, 258 (cf. SZIDAT, 1929 a, p. 705); Musée de Berlin, n° 2497 v. Olfers S. (cf. DUBOIS, 1938, p. 93) et collection Leiper [12] (cf. BHALERAO, 1937, p. 368). D'autre part, elle a été trouvée deux fois chez *Cariama cristata* (L.), par SZIDAT (1929 a, p. 705), dans la collection de Königsberg, et par nous-même dans le flacon n° 93 du Musée de Vienne.

La découverte de ce parasite de Vulturidés chez cet Echassier de l'Amérique du Sud pose à nouveau le problème relatif à la position systématique des *Cariamidae*. Ceux-ci, d'après BOUBIER, « rappellent un peu l'étrange Rapace africain, le Serpentaire. C'est

[11] GADOW comprend dans l'ordre des Coraciiformes : les *Coraciae* (*Coraciidae, Momotidae, Alcedinidae, Meropidae, Upupidae*), les *Striges*, les *Caprimulgi*, les *Cypseli*, *Colii*, *Trogones* et *Pici*. FÜRBRINGER en limite l'extension aux trois premiers sous-ordres, en excluant des *Coraciae* les *Momotidae*, *Alcedinidae*, *Meropidae* et *Upupidae*. Tandis que STRESEMANN admet cette exclusion, BOUBIER replace les *Meropidae* auprès des *Coraciidae* (au sens de GADOW, c'est-à-dire *Coraciinae* + *Leptosomatinae*, élevées au rang de familles), dans l'ordre des Coraciiformes, qui, avec les Bucérotiformes, les Todiformes, les Momotiformes, les Upupiformes et les Alcédiniformes constituent le phylum coracidien.

[12] Collection de Trématodes obtenus d'animaux morts au Jardin de la Société zoologique de Londres (1936-1937).

pourquoi certains auteurs, tels que SHARPE (1874), les ont placés parmi les Accipitriformes ». On peut présumer, à ce propos, que les mésocercaires (« Pseudodistomula mit acht Drüsenzellen ») que LUTZ (1933, p. 52) trouva au Natal, chez *Hyla crepitans* — semblables à celles dont il obtint, au Brésil, *Strigea vaginata* (Brand.) — évoluent chez le Serpentaire, et par l'intermédiaire de reptiles, en une forme congénérique. Edmond PERRIER, dans son Traité de Zoologie, place *Cariama cristata* (L.), d'une part parmi les *Falconidae*, avec la remarque : « parfois rattaché aux Gruidés », et d'autre part parmi les Gruiformes, où figure la famille des *Cariamidae*. FÜRBRINGER, STRESEMANN et BOUBIER admettent une parenté des *Cariamidae* avec les *Gruidae* et les *Psophiidae*. Cette seconde opinion, généralement acceptée, n'est pas confirmée par les données helminthologiques, car :

1° chez les Strigéidés, *Strigea vaginata* est parasite de quatre genres d'*Accipitres* et de *Cariama cristata* (L.);

2° chez les Cestodes (dont la spécificité est quasi absolue), l'espèce *Idiogenes horridus* Fuhrm., qui est parasite de *Cariama cristata*, a été trouvée par HUNGERBÜHLER chez un Rapace sp. du Kalahari, dans sa variété *africanus*;

3° chez les Acanthocéphales, le genre *Oligacanthorhynchus* Travassos compte trois espèces, dont l'une, *O. taenioides* (Dies.), est parasite de *Cariama cristata*, tandis que les deux autres sont hébergées par des *Accipitres*.

D'après ces faits concordants, la présomption est donc en faveur du rapprochement de l'ordre des *Cariamae* de celui des *Accipitres*. Du point de vue éthologique, STRESEMANN (Handbuch der Zoologie, p. 815) fait remarquer que le Serpentaire, l'unique genre des *Sagittariidae* (deuxième famille de l'ordre des *Accipitres*), « eine ähnliche Lebensweise führt wie *Cariama* in Süd-Amerika und wie diese sich vorwiegend von Reptilien, besonders Schlangen, aber auch von Insecten ernährt ». Deux conclusions peuvent donc être proposées : ou bien la différenciation morphologique des *Accipitres* et des *Cariamae* n'a pas été suivie d'une différenciation physiologique, comme semblent le prouver les affinités des parasites, ou bien l'adaptation de ceux-ci ne dépend d'aucun facteur physiologique, mais simplement des mœurs de l'hôte.

Revenant sur une opinion émise (cf. Monographie, p. 92), nous validerions l'érection du genre *Gongylura* Lutz, s'il était possible d'invoquer conjointement les trois arguments suivants, valables pour l'espèce-type, *Strigea vaginata* (Brand.):

1° le parasite est plus spécialement adapté aux *Cathartidae* d'une part, aux *Cariamidae* d'autre part; il appartient à un genre néotropical;

2° morphologiquement, il est caractérisé par l'énorme développement du cône génital;

3° biologiquement, son cycle évolutif se réalise grâce au concours de quatre hôtes et comporte une forme larvaire mésocercaire (à 8 cellules glandulaires), distincte de celle qu'on pourrait découvrir dans le développement ontogénique des espèces du genre *Strigea* Abildg [13].

L'autre espèce, qu'il s'agit de mentionner à part, est *Strigea bulbosa* (Brand.), également brésilienne. Elle fut observée une fois chez un Falconidé, *Elanoides forficatus* (L.) = *Nauclerus furcatus* L. [BRANDES, 1888], deux fois chez des Plégadidés, *Theristicus caudatus* (Bodd.) = *Geronticus albicollis* Gm. [BRANDES, 1888] et *Ajaia ajaia* (L.) [DUBOIS, 1938, p. 63, Inst. Zool. Univ. Naples, matériel de S. Paulo], enfin une fois chez un Caprimulgidé, *Nyctibius grandis* Gm. [*vide infra*]. Les affinités de ce parasite pour les *Accipitres* et les *Gressores* peuvent résulter naturellement des relations de parenté que ces deux ordres entretiennent. Mais son adaptation aux *Caprimulgi* ne saurait s'expliquer phylogénétiquement. D'ailleurs, un doute subsiste en raison de la perte de l'étiquette originale, remplacée par une inscription énigmatique de BRANDES : « *Holostomum megalocephalum* Brandes Nr. 291, *Stomias* = *Nyctibius grandis* Natt. » D'après les recherches de SZIDAT (1929a, p. 703 et 752-753), il ressort que l'hôte ne saurait être un poisson de mer (*Stomias*), que l'ouvrage de VON PELZELN (Zur Ornithologie Brasiliens) — dans lequel on trouve des indications très précises sur les voyages de NATTERER au Brésil — mentionne *Nyctibius grandis*, enfin que la similitude des exemplaires provenant de *Nyctibius* et d'*Elanoides* permet d'identifier *Holostomum megalocephalum* Brand. [de *Caprimulgi*] avec *Strigea bulbosa* (Brand.) [d'*Accipitres* et de *Gressores*].

Les quatre espèces que nous devons enfin considérer montrent une adaptation relativement stricte à l'un ou à l'autre des groupes de Rapaces.

[13] LUTZ (1933, p. 40 ou 58) indique : « Vermutlich verwandelt sich ein Teil der vierdrüsigen *Agamodistomum*arten in Tetrakotylen, welche zu Strigeinen gehören, wie man aus den Beobachtungen von LINSTOW schliessen kann. »

	ACCIPITRES			STRIGES		
	Gen.	Sp.	Nombre de cas	Gen.	Sp.	Nombre de cas
Strigea elongata[14] Yamag. .	1	1	2	—	—	—
Strigea falconis[15] Szid. . . .	14	28	52	3	3	3*
var. *brasiliana* Szid. . .	4	5	5	—	—	—
var. *eaglesa* Verma. . .	1	1	1	—	—	—
var. *japonensis* Yamag.	1	1	1	—	—	—
Strigea promiscua Nicoll . .	—	—	—	1	2	2
Strigea strigis (Schrank) . .	2	2	2**	8	9	65

Ainsi, à part quelques rares exceptions — dues peut-être à des erreurs d'étiquettes, de manipulation, ou à des facteurs éthologiques (identité d'alimentation) — on peut constater que l'opposition des deux groupes de parasites confirme l'opinion selon laquelle aucune relation évolutive n'existe entre les *Accipitres* et les *Striges*, qui doivent certains de leurs caractères communs à des phénomènes de convergence (STRESEMANN, 1934, p. 824). FUHRMANN (1908, p. 16) fit la même constatation à propos de la faune des Ténias d'Oiseaux, dont la spécificité est stricte : « Dieselbe zeigt, und dies ist hier interessant hervorzuheben, nicht die geringste Gemeinschaft mit derjenigen der Tagraubvögel, obwohl die Nahrung der Vertreter dieser beiden Vogelgruppen, wie schon oben bemerkt, oft eine ganz identische ist. »

En résumé, les espèces du genre *Strigea* Abildg. sont essentiellement adaptées aux Rapaces et aux Passereaux : leur représentation dans la faune parasitaire des *Striges* atteint environ 20%, dans celle des *Accipitres* 21% et dans celle des *Passeres* 62,5% (cf. Monographie, p. 483, 473 et 482). Elles semblent donc bien avoir évolué à l'intérieur de ces groupes systématiques qu'elles caractérisent typiquement, comme le montre le tableau suivant :

* Les trois cas d'infestation de *Striges* par *Strigea falconis* sont mentionnés sous toutes réserves : SZIDAT obtient le parasite d'*Asio flammeus* (Pont.) [Musée de Vienne, n° 116] et fait suivre la citation d'un ! ; nous en avons trouvé des exemplaires mélangés à ceux de *Strigea strigis* chez *Nyctea nyctea* (L.) = *Surnium niveum* [Musée de Berlin, n° Q 2861] et chez *Strix aluco* L. [Musée de Berlin, n° 5826].

** Nous avons observé deux cas d'infestation d'*Accipitres* par *Strigea strigis* : Musée de Berlin, n° 1376, coll. Rudolphi, de *Falco peregrinus* Tunst., et Inst. Zool. Univ. Naples, n° 127, de *Buteo buteo* (L.).

[14] Une variété *indica* Verma (1936a) a été décrite d'après un exemplaire hébergé par *Oriolus melanocephalus* L. (cf. Monographie, p. 66).

[15] Une variété *meleagris* Harwood (1931) a été établie d'après une trentaine d'exemplaires parasitant un Dindon, au Texas (cf. Monographie, p. 69). Dans ce tableau, nous ne considérons pas les cas de parasitisme des oiseaux domestiques (*Columbae, Galli*), souvent sujets à des infestations anormales, tel celui de *Streptopelia chinensis* Scop. hébergeant *Strigea falconis* [DUBOIS, 1938, p. 70, matériel H. F. Hsü].

Tableau 1 Genre STRIGEA Abildg.*

Ordres d'Oiseaux	Parasites Nombre d'espèces	Hôtes Nombre de genres	Hôtes Nombre d'espèces	Infestation Nombre approximatif de cas
Galli [16]	2	2	2	2
Columbae [17]	1	1	1	1
Cariamae	1	1	1	2
Lari	1	1	1	1
Charadrii	1	1	1	1
Gressores	3	3	3	4
Accipitres	12	23	42	76
Striges	4	9	12	71
Caprimulgi	2	2	2	2
Coraciae	1	1	1	1
Passeres	5	8	10	55
		52	76	216

En conclusion, les *Strigeini* sont parasites habituels de *Striges* et de *Caprimulgi*, d'*Accipitres* et de *Gressores*, de *Passeres*, et plus rarement de *Coraciae*, de *Cariamae* et de *Cuculi;* nous les considérons comme parasites secondaires d'*Anseres*, de *Lari* et de *Charadrii*, et comme parasites occasionnels de *Galli* et de *Columbae*. Les espèces du genre *Apharyngostrigea* Ciurea seraient parasites primaires de l'ordre des *Gressores;* celles du genre *Strigea* Abildg. joueraient le même rôle vis-à-vis des *Striges*, des *Accipitres* et des *Passeres*.

Subsubfam. Cotylurini Dub.

Strigeinae à follicules vitellogènes confinés dans le segment postérieur du corps.

Apatemon Szid. — Les 12 espèces de ce genre sont strictement inféodées à l'ordre des *Anseres* (11 genres et 17 espèces d'hôtes), dont elles constituent environ les $^3/_8$ de la faune strigéidienne et représentent des parasites primaires. On en trouve les *Tetracotyle* soit dans le système circulatoire de sangsues d'eau douce (*A. gracilis* (Rud.)), soit dans la cavité du corps (*A. pellucidus* Yamag.), la peau ou la chair de poissons (*A. fuligulae* Yamag.) [cf. Szidat, 1929b, 1931; Yamaguti, 1933; Willey et Rabinowitz, 1938; Stunkard, Willey et Rabinowitz, 1941].

* Y compris le genre *Gongylura* Lutz, considéré jusqu'ici comme synonyme.

[16] Les deux espèces parasites sont : *Strigea falconis* var. *meleagris* Harwood (cf. p. 19) et *S. intermedia* Szid. (un seul exemplaire immature).

[17] L'espèce parasite est *S. falconis* Szid. [Dubois, 1938, p. 70, matériel H. F. Hsü].

Cardiocephalus Szid. — Ce genre renferme 4 espèces parasites de *Lari* — dont le type, *C. longicollis* (Rud.), longtemps confondu avec *Ophiosoma patagiatum* (Crep.) et dont on peut citer au moins 20 cas d'infestation certains (cf. Monographie, p. 116) — et une espèce inféodée à l'ordre des *Sphenisci*, *C. physalis* (Lutz).

Concernant l'adaptation de ces parasites à des ordres d'Oiseaux éloignés systématiquement, on remarquera que, parmi les Cestodes, le genre *Tetrabothrium* Rud. est représenté par 3 espèces chez les Lariformes et par 4 espèces chez les Sphénisciformes (cf. FUHRMANN, 1932, p. 28, 29-30); que le genre *Taenia* L. figure chez les uns sous l'espèce *diaphana* Fuhrm. et chez les autres sous la forme-sœur *diaphoracantha* Fuhrm. Les conditions éthologiques, jointes à une tolérance à l'égard de ces parasites, expliqueraient la présence d'espèces congénériques chez ces deux ordres d'Oiseaux voraces, marins ou fréquentant les côtes maritimes.

Cotylurus Szid. — Dans ce genre, il y a lieu de considérer séparément les parasites de la bourse de Fabricius, de la région anale ou du gros intestin, qui s'adaptent à divers hôtes et qu'on pourrait rapprocher des parasites « somatiques » (cf. BAER, 1934, p. 64), et les espèces plus petites, fixées dans le jejunum et l'intestin grêle, qui, au contraire, sont de vrais parasites « intestinaux », à spécificité plus marquée.

Au premier groupe appartiennent *C. communis* (Hughes), parasite du Goéland argenté, et *C. platycephalus* (Crep.), dont on connaît avec certitude plus de 30 cas d'infestation (cf. Monographie, p. 141): chez les *Lari* (24 cas; 4 genres et 10 espèces d'hôtes), chez les *Alcae* (2 cas), les *Colymbi* (3 cas), les *Podicipedes* (4 cas), les *Steganopodes* (1 cas) et les *Accipitres* (1 cas) — donc, à l'exclusion de ces derniers, chez des Oiseaux nageurs.

Au deuxième groupe appartient le type, *C. cornutus* (Rud.), hébergé essentiellement par les *Anseres* (3 genres et 6 espèces d'hôtes; 14 cas certains) et les *Charadrii* (6 genres et 6 espèces d'hôtes; 7 cas certains); on l'a trouvé, en outre, trois fois chez *Columba livia* Briss. et une fois chez *Alca torda* L. (nous ne considérons pas ici les cas d'infestation expérimentale des Gallinacés). En raison de l'existence de deux cercaires européennes très voisines, *Cercaria A* Szid. et *Cercaria helvetica XXXIV* Dub., et de l'adaptation des métacercaires soit à des mollusques (glande hermaphrodite et hépato-pancréas), soit à des sangsues d'eau douce (système circulatoire), nous pensons que les formes adultes, hébergées par les *Anseres* et les *Charadrii* — et impossibles à distinguer morphologiquement — pourraient bien appartenir à deux espèces biologiques (cf. Monographie, p. 128, note 2).

Au type se rattachent *C. flabelliformis* (Faust) [Etats-Unis] et *C. japonicus* Ishii [Japon], qui ont été trouvés en infestation naturelle chez les *Anseres*, le premier 12 fois (4 genres et 7 espèces

d'hôtes), le second 22 fois (1 genre et 2 espèces d'hôtes)[18] — probablement aussi *C. syrius* Dub. et *C. orientalis* Vidyarthi, parasites du même ordre d'Oiseaux.

Un autre groupe comprend *C. erraticus* (Rud.) [Europe], recueilli 15 fois chez trois espèces courantes de Plongeons [19], et *C. aquavis* (Gub.) [Etats-Unis], trouvé une fois chez *Colymbus immer* (Brünn.) et une fois chez *Larus delawarensis* Ord. Nous pensons que les Charadriidés, cités comme hôtes de *C. erraticus*, devaient héberger plutôt *Pseudapatemon elassocotylus* (Dub.), car, d'après nos recherches, l'Holostome erratique de RUDOLPHI paraît bien adapté aux *Colymbi*.

Un quatrième groupe réunit les parasites de *Ralli : C. gallinulae* (Lutz), *C. hebraicus* Dub. et *C. ban* Yamag.

Enfin, *C. pileatus* (Rud.) est un parasite du phylum larien; on connaît 33 cas certains d'infestation de Mouettes, de Goélands et de Sternes (4 genres et 9 espèces), et 2 cas d'hébergement par des Alcidés (2 genres et 2 espèces). Ces faits confirment l'opinion de GADOW, contestée par STRESEMANN (1934, p. 779) et d'après laquelle les *Alcae* se rapprochent davantage des *Laridae* que des autres familles de *Laro-Limicolae*.

Il ressort de ces faits que la plupart des espèces du genre *Cotylurus* Szid. paraissent être des parasites primaires de quatre lignées évolutives d'oiseaux ou, du moins, depuis longtemps adaptés à celles-ci, en raison de la spécificité de groupe que l'on vient de constater : *C. flabelliformis* (Faust), *C. japonicus* Ishii et probablement *C. cornutus* (Rud.) auraient évolué dans le phylum ansérien; *C. erraticus* (Rud.), sinon *C. aquavis* (Gub.), dans le phylum pygopodien (*Colymbi*); *C. gallinulae* (Lutz), *C. hebraicus* Dub. et *C. ban* Yamag. dans le phylum cursorien (*Ralli*, dont on ne connaît actuellement aucun autre *Strigeida*); enfin, *C. pileatus* (Rud.) dans le phylum larien, ainsi que les deux espèces dont l'habitat est la bourse de Fabricius.

Concernant le type, il se pourrait que les conditions éthologiques eussent favorisé son adaptation chez les *Charadrii*, ou qu'une légère mutation fût à l'origine de l'espèce biologique que nous supposons être propre à ce groupe d'Echassiers, dont tous les Strigéidés, décrits jusqu'à ce jour, sont strictement spécifiques (cf. Monographie, p. 477). Cette étroite appropriation et le fait de ne trouver aucune espèce commune aux *Charadrii* et aux *Lari* militent en faveur de l'opinion de FUHRMANN (1908, p. 13), en la dépassant même. Considérant l'adaptation des Cestodes à ces deux ordres,

[18] Dans la Monographie (cf. p. 119), nous avions cité *C. japonicus* Ishii comme parasite de *Galli* : il s'agit de la découverte d'un seul exemplaire de ce ver chez un Poulet, peut-être infesté accidentellement ! D'ailleurs, la possibilité d'infestation des Gallinacés par des vers adaptés aux *Anseres* s'expliquerait par les affinités de ces deux groupes d'Oiseaux descendant l'un et l'autre de la souche palamédéenne (cf. BOUBIER, p. 129).

[19] Dans deux flacons de la collection de Königsberg, nous avons trouvé ce parasite associé à *Diplostomum spathaceum* (Rud.) [Hôtes : *Larus canus* L. et *Larus fuscus* L.].

qui ont l'un et l'autre une forte représentation de Dilépididés et d'Hyménolépididés, sans toutefois posséder une seule espèce en commun, cet auteur leur reconnaît une parenté évidente, mais d'une nature telle qu'il se voit obligé de les mentionner séparément dans la partie systématique de son remarquable ouvrage. Cela faisant, il se trouve confirmé par STRESEMANN (1934, p. 774) qui considère les *Laro-Limicolae* comme un groupe de rassemblement dans lequel sont réunis un nombre considérable d'espèces d'oiseaux, dont une partie se rapprochent les uns des autres, malgré de frappantes différences d'habitus, comme les Mouettes et les Pluviers.

En considérant les hôtes et l'habitat des métacercaires, on opposerait les espèces ichtyophiles, telles que *C. communis* et *C. pileatus* (hébergées, à ce stade larvaire, par des poissons et localisées à la périphérie du cœur, dans la cavité péricardiale, dans le péritoine, parfois dans le tissu conjonctif du globe oculaire ou de l'orbite, et dans les muscles des yeux) aux espèces conchyliophiles, comme *C. cornutus* et *C. flabelliformis* (qui, typiquement, subissent leur métamorphose dans la glande hermaphrodite ou l'hépato-pancréas de divers mollusques, occasionnellement dans des sporocystes ou des rédies hébergés par ceux-ci[20], ou encore dans le système circulatoire de sangsues d'eau douce).

Le tableau suivant résumera les faits précédemment établis.

Tableau 2 Genre COTYLURUS Szid.*

Ordres d'Oiseaux	Parasites Nombre d'espèces	Hôtes Nombre de genres	Hôtes Nombre d'espèces	Infestation Nombre approximatif de cas
Columbae	1	1	1	3
Ralli	3	2	3	4
Lari	4	6	16	63
Charadrii	1	6	6	7
Alcae	3	2	3	5
Colymbi	3	1	3	19
Podicipedes	1	1	1	4
Anseres	5	6	14	50
Steganopodes	1	1	1	1
Accipitres	1	1	1	1
		27	49	157

* Dans ce tableau ne figurent pas les cas d'infestation expérimentale des *Galli,* ni la découverte d'un seul exemplaire de *C. japonicus* Ishii, chez un Poulet.

[20] CORT, OLIVIER et BRACKETT (1940, p. 39) ont constaté que les sporocystes ou les rédies, dans l'hépato-pancréas des mollusques, protègent les cercaires étrangères, qui ne seraient point adaptées à ceux-ci, de toute réaction immunisante au moment où elles tentent de s'y installer pour accomplir leur métamorphose.

Nematostrigea Sandgr. — Les deux espèces de ce genre sont parasites d'*Accipitres* et de *Gressores*, confirmant par leur adaptation les affinités que manifestent les phylums raptorien et hérodien (cf. *Apharyngostrigea*, p. 14, *Ophiosoma*, p. 15, et *Strigea bulbosa*, p. 18).

Pseudapatemon Dub. — Le type de ce genre, *P. elassocotylus* (Dub.) [syn. *Apatemon elassocotylus* Dub.], est l'« *Holostomum erraticum* Duj. », hébergé par *Limosa limosa* (L.) [= *Limosa melanura* Leisl.], que PARONA mentionna en 1899 et que nous avons retrouvé dans la collection du Musée de Turin; nous l'avons décrit d'après trois exemplaires provenant du même hôte et déposés dans la collection de l'Institut zoologique de Naples, où ils figuraient sous la même appellation erronée. C'est pour cette raison que nous contestons l'exactitude des identifications similaires de parasites recueillis chez les *Charadrii*, d'autant plus que tous les Strigéidés adaptés à ces oiseaux — à la seule exception de *Cotylurus cornutus* (Rud.) et avec la réserve faite ci-dessus (cf. p. 21 et 22) — montrent une spécificité stricte.

Naturalisant *Cotylurus mamilliformis* Tub., 1932, et enrichi d'une nouvelle espèce, *Pseudapatemon aldousi* McIntosh, 1940, ce genre s'inféode uniquement aux *Charadrii;* il s'oppose nettement aussi bien à *Cotylurus* qu'à *Apatemon* au double point de vue anatomique et biologique (spécificité), mais tous trois diffèrent peu morphologiquement.

Pseudostrigea Yamag. — Ce genre, dont nous validons l'érection (cf. p. 7), est très voisin d'*Apatemon* Szid. Abstraction faite de la délimitation du cône génital, aucun caractère anatomique ne permet de l'en distinguer; mais la stricte adaptation de ses deux espèces asiatiques (Japon et Inde) aux *Accipitres* constitue un caractère biologique de différenciation suffisant à lui assurer l'indépendance.

En conclusion, les *Cotylurini* sont hébergés habituellement par les Oiseaux nageurs : *Anseres*, *Lari*, *Alcae*, *Colymbi*, *Podicipedes* et *Sphenisci* [21], et par les Echassiers de marais et de rivage, tels que les *Charadrii* et les *Ralli*. Seuls, les genres *Pseudostrigea* Yamag. et *Nematostrigea* Sandgr., avec leurs quatre espèces, sont adaptés aux *Accipitres* et aux *Gressores*, orientant ainsi leur évolution vers les *Strigeini*. Nous considérons comme parasites primaires les espèces du genre *Apatemon* Szid. pour les *Anseres*, celles du genre *Cotylurus* Szid. pour les *Anseres*, *Lari*, *Colymbi* et *Ralli*, et celles du genre *Pseudapatemon* Dub. pour les *Charadrii*.

[21] Le cas d'exception concernant l'infestation de *Phalacrocorax carbo* (L.) par *Cotylurus platycephalus* (Crep.), parasite euryxène de la bourse de Fabricius, ne saurait être considéré ici et justifier la mention des *Steganopodes* dans cette liste.

Subfam. Duboisiellinae Baer

Strigeidae à follicules vitellogènes confinés dans le segment antérieur du corps. Parasites de Mammifères.

Duboisiella Baer. — L'unique espèce, *D. proloba* Baer, est parasite de Marsupiaux.

Subfam. Diplostominae Mont.
Subsubfam. Diplostomini Dub.

Diplostominae à follicules vitellogènes répartis dans les deux segments du corps.

Adenodiplostomum Dub. — L'unique espèce est un des parasites caractéristiques des *Halcyones*.

Bolbophorus Dub. — Le type de ce genre est hébergé par trois espèces de Pélicans (10 cas d'infestation). Il semble être l'un des parasites primaires du phylum stéganien. Nous ne pensons pas que « *Bolbophorus orientalis* » Vidyarthi, 1938, soit congénérique, car ce parasite qui, déjà par sa morphologie, se rapproche de *Neodiplostomum* Rail. (abstraction faite des pseudo-ventouses dont l'observation nous paraît contestable), a été trouvé chez une Buse (cf. Monographie, p. 495-496).

Didelphodiplostomum n. g. — Ce genre est créé pour recevoir *Diplostomum variabile* (Chandler), parasite de *Didelphys virginiana* Kerr. (cf. p. 11).

Diplostomum Nordm. — Les caractères adaptatifs de ce genre ne sont pas sans analogie avec ceux de *Cotylurus* Szid. En effet, presque tous les hôtes appartiennent aux mêmes ordres. On retrouve un groupe important inféodé aux *Anseres* (Mergidés) et constitué par *D. mergi* Dub. [5 cas] et son sosie *D. orientale* Yamag. [1 cas], par *D. parviventosum* Dub. [1 cas], *D. pelmatoides* Dub. [1 cas] et *D. pusillum* (Dub.) [2 cas]. Yamaguti (1942, p. 152-154) décrit une larve du type *Diplostomum*, enkystée dans la chair de *Parasilurus asotus* (L.) et qu'il croit pouvoir assigner à *D. orientale*.

Seul, *D. vanelli* Yamag. figure dans la liste des *Charadrii*, attestant l'indépendance déjà reconnue de cet ordre (cf. p. 22 et 24).

Un deuxième groupe est adapté aux *Colymbi;* il comprend *D. colymbi* (Dub.) [4 cas d'infestation de trois espèces de Plongeons] et *D. gavium* (Gub.) [2 cas, du Plongeon imbrin].

On ne connaît jusqu'à présent aucun Diplostome de *Ralli*.

Quant au groupe tributaire des *Lari*, on peut dire qu'il est de beaucoup le plus important, tant par le nombre des espèces d'hôtes que par celui des individus parasités. Il réunit à la suite de *D. spathaceum* (Rud.) [36 cas; 3 genres d'hôtes, dont 2 de Mouettes avec 9 espèces et 1 de Stercoraires avec 1 espèce], les formes nord-américaines très voisines : *D. indistinctum* (Gub.) [4 cas; 3 espèces de Mouettes], *D. flexicaudum* (Cort et Brooks) [1 cas; Goéland argenté] et *D. huronense* (La Rue) [18 cas, concernant le même hôte], puis deux parasites de Stercoraires : *D. baeri* Dub. [2 cas; 2 espèces d'hôtes] et le vieil « *Amphistoma pileatum* » Bremser, nec Rud., identifié dès l'origine à un Holostome, reconnu espèce distincte par Diesing et, malgré cela, confondu de nouveau avec d'autres Hémistomes, enfin considéré à tort par Krause comme synonyme de *D. spathaceum* (Rud.); telle est l'histoire confuse (cf. Monographie, p. 169-170) de *D. commutatum* (Dies.) [2 cas certains]. Toutes ces espèces paraissent strictement adaptées aux Lariformes, sauf *D. spathaceum* qui s'est trouvé quatre fois chez *Alca torda* L., confirmant l'appartenance des Alciformes au phylum larien, et deux fois chez *Morus bassanus* (L.), où il semble bien se comporter en parasite déserteur.

C'est également comme parasites secondaires ou même accidentels des Rapaces que se présentent *D. tregenna* Nazmi et *D. buteii* Vidyarthi chez les *Accipitres*, ainsi que *D. ketupanensis* Vidyarthi chez les *Striges*, tous trois recueillis une seule fois.

Mentionnons encore que *D. micradenum* (Cort et Brackett) a été obtenu expérimentalement par Olivier (1938, 1940b) chez le Pigeon domestique qui n'en est pas l'hôte normal.

Ces considérations nous amènent à entrevoir, sinon un parallélisme, du moins une similitude et une relation inattendues entre les évolutions, décalées dans le temps, de *Cotylurus* Szid. et de *Diplostomum* Nordm., dans les phylums ansérien, larien et pygopodien (Colymbiformes), vraisemblablement aussi cursorien (Ralliformes et Charadriiformes), puisque leurs espèces respectives constituent le double patrimoine que les hôtes appropriés transmettent à leurs descendants. En effet, la spécificité de groupe concorde assez bien pour les deux genres et permet de risquer le partage entre les parasites primaires, ayant évolué normalement à l'intérieur des ordres considérés, et les parasites déserteurs, adaptés secondairement à d'autres groupes systématiques. Au reste, l'évolution identique du système excréteur des cercaires appartenant à ces deux genres semble bien confirmer ces vues, comme nous chercherons à le montrer plus loin (cf. p. 78-79).

Typiquement, les cercaires de *D. flexicaudum*, *D. huronense* et *D. spathaceum* se développent en *Diplostomula* dans le cristallin ou le corps vitré de divers poissons. Cependant, cet habitat normal ne paraît pas obligatoire, puisque Olivier (1940a, p. 85-86), se référant aux observations de Cort et Brackett (1937c, p. 545-546),

constate expérimentalement que l'évolution larvaire de *D. flexicaudum* peut s'effectuer entièrement dans le mollusque hébergeant les sporocystes, le ver se comportant ainsi en parasite dixène. D'autres expériences du même auteur (1940b, p. 454) révèlent que les cercaires de *D. micradenum* pénètrent dans des têtards de *Rana pipiens* Schr. et s'établissent dans le système nerveux central. Toutefois, VAN HAITSMA (1931b, p. 509, note 1), publiant les résultats d'infestations expérimentales tentées par CORT et BROWN avec des cercaires de *D. flexicaudum*, indique qu'au bout d'un mois, les têtards, contrairement aux poissons, ne contenaient dans leurs yeux que des cercaires dégénérescentes.

Le tableau suivant résume les faits constatés :

Tableau 3 Genre DIPLOSTOMUM Nordm.*

Ordres d'Oiseaux	Parasites Nombre d'espèces	Hôtes Nombre de genres	Hôtes Nombre d'espèces	Infestation Nombre approximatif de cas
Lari	6	5	15	63
Charadrii	1	1	1	1
Alcae	1	1	1	4
Colymbi	2	1	3	6
Anseres	5	2	3	10
Steganopodes	1	1	1	2
Accipitres	2	2	2	2
Striges	1	1	1	1
		14	27	89

Enhydridiplostomum n. g. — Ce genre, dont les deux espèces sont adaptées à des Loutres et tendent nettement vers le type morphologique alarioïde, se situe sur l'un des rameaux mammaliens des *Diplostomini* (cf. p. 12 et diagramme 3, p. 83).

Glossodiplostomum Dub. — L'unique espèce de ce genre est un parasite de *Colymbi*. Les deux formes soi-disant congénériques, décrites aux Indes par VIDYARTHI (1938) sous les noms de « *Glossodiplostomum hieraetii* » et « *G. buteoides* », parasites de Rapaces diurnes, doivent appartenir à un genre nouveau (cf. p. 12 et 32).

Harvardia Baer. — Ce genre ne possède qu'une seule espèce, parasite de *Steganopodes* (Cormoran) et récoltée deux fois au Mozambique et au Transvaal.

* Ce tableau ne tient pas compte de l'infestation expérimentale du Pigeon domestique par *D. micradenum* (Cort et Brackett).

Hysteromorpha Lutz. — Au type ubiquiste, *H. triloba* (Rud.), qui paraît très caractéristique de la faune parasitaire des *Steganopodes* (Cormorans) [plus de 20 cas certains; 4 espèces d'hôtes], se rattache l'espèce vénézuélienne, *H. compacta* (Lutz). Le fait d'avoir obtenu le premier par infestation expérimentale de *Gressores* (Ciurea, 1930a, Lutz, 1931; cf. Monographie, p. 204) confirme la relation de cet ordre avec le phylum stéganien.

Ainsi, par la spécificité parasitaire, les genres *Harvardia* Baer et *Hysteromorpha* Lutz, adaptés aux Phalacrocoracidés, s'opposent nettement à *Bolbophorus* Dub., inféodé aux Pélécanidés.

Lophosicyadiplostomum Dub. — Ce genre, comparable à *Neodiplostomum* Rail., mais s'en distinguant nettement par la forme aberrante de la ventouse buccale, a comme type *L. saturnium* Dub., parasite de *Passeres*. La seconde espèce, *L. nephrocystis* (Lutz) [syn. *Neodiplostomum nephrocystis* Lutz, 1928, p. 117], aurait été trouvée chez un Epervier rouge. Nous avons déjà contesté l'exactitude de cette attribution (cf. Monographie, p. 225, note 3), en invoquant le fait que l'espèce *branchiocystis*, citée par Lutz et attribuable à *Neodiplostomum* Rail., proviendrait d'un hôte Passériforme, alors que la grande majorité des représentants de ce genre sont parasites d'*Accipitres* et de *Striges* et qu'aucune autre espèce ne figure dans la liste des *Passeres* (cf. Monographie, p. 482). Y aurait-il eu croisement d'étiquettes ?

Mesoophorodiplostomum Dub. — Egalement comparable au genre *Neodiplostomum* Rail., le type et unique espèce, *M. pricei* (Krull), parasite de *Lari* (infestation expérimentale), s'en distingue par la situation exceptionnelle de l'ovaire entre les deux testicules et par la possession d'une bourse copulatrice dévaginable.

Neodiplostomoides Vidyarthi. — Une seule espèce, parasite d'*Accipitres*.

Neodiplostomum Rail. — Les 31 espèces qui constituent ce genre, essentiellement adapté aux Rapaces, se groupent en deux sous-genres, *Neodiplostomum* et *Conodiplostomum* Dub., d'après un caractère structural de la bourse copulatrice : l'absence ou la présence d'un cône génital. Cette distinction se trouve d'ailleurs presque toujours justifiée par la considération du développement asymétrique ou symétrique du testicule antérieur. Malheureusement, huit espèces, insuffisamment décrites au point de vue anatomique, restent sans attribution à l'un ou à l'autre de ces groupes. La liste suivante indique cette répartition et mentionne entre [sp. cas] le nombre d'espèces d'hôtes et le nombre minimum de cas d'infestation certains :

Subgen. NEODIPLOSTOMUM		Subgen. CONODIPLOSTOMUM	
Accipitres.			
N. attenuatum (Linst.)	[1.1]	*N. acutum* Dub.	[3.3]
N. biovatum Dub.	[1.1]	*N. australiense* Dub.	[1.1]
N. inaequipartitum Dub.	[1.1]	*N. palumbarii* Dub.	[1.3]
N. krausei Dub.	[2.3]	*N. perlatum* Ciurea	[1.8]
N. microcotyle Dub.	[2.2]	*N. sarcorhamphi* Dub.	[1.1]
N. obscurum Dub.	[1.1]	*N. spathula* (Crep.)	[5.10]
N. paraspathula Noble	[1.1]		
N. pseudattenuatum (Dub.)	[3.9]		
N. spathoides Dub.	[6.13]		
Striges.			
N. spathulaeforme (Brand.)	[1.1]	*N. brachyurum* (Nicoll)	[1.1]
N. cochleare (Krause)[22]	[5.5]		
N. conicum Dub.[23]	[2.2]		
N. morchelloides Semen.	[1.3]		
N. travassosi Dub.	[2.3]		
Cuculi.			
N. ellipticum (Brand.)	[3.4]		
Pici.			
N. rhamphasti Dub.	[1.1]		

Espèces non attribuables.

Accipitres :	*N. butasturinum* (Tub.)	[1.1]
Striges :	*N. aluconis* Tub.	[1.1]
	N. canaliculatum (Nicoll)	[1.1]
	N. strigis Yamag.	[1.1]
	N. tytense Patward.[24]	[1.1]
Cuculi :	*N. globiferum* Verma	[1.1]
Upupae :	*N. calaophilum* n. sp.	[1.1]
? ***Passeres :***	*N. branchiocystis* Lutz [25]	[1.?]

On voit donc que les deux sous-genres ont l'un et l'autre leurs représentants chez les *Accipitres* et les *Striges*, et qu'ainsi la division systématique n'exprime pas les caractères d'adaptation. Toutefois, les espèces attribuables à *Conodiplostomum* sont, à une

[22] NAZMI GOHAR (1934) aurait recueilli ce parasite chez *Milvus migrans aegyptius* (Gm.). Nous avons mis en doute cette identification (cf. Monographie, p. 231).

[23] Quelques exemplaires non ovigères provenaient d'*Accipiter pectoralis* (Bonap.) = *Falco* n° 516, Musée de Vienne.

[24] Cette espèce a été brièvement décrite par PATWARDHAN (1935) d'après un des trois spécimens non ovigères, récoltés par cet auteur dans l'intestin d'un *Tyto alba stertens* Hartert. VERMA (1936 a) prétend l'avoir retrouvée chez trois hôtes de l'ordre des *Accipitres,* mais réserve encore son opinion sur ce point.

[25] Cf. p. 28.

exception près, des parasites d'*Accipitres;* on n'en connaît aucune en dehors du groupe des Rapaces.

On remarquera surtout qu'à part les trois cas douteux, signalés en notes infrapaginales (cf. p. 29), aucune espèce n'est commune aux *Accipitres* et aux *Striges*. FUHRMANN (1908, p. 15 et 16) avait déjà fait cette constatation au sujet des Ténias d'Oiseaux, mais tandis que chez les Rapaces diurnes il ne trouvait que des genres représentés par une ou deux espèces seulement, nous observons, dans cet ordre, une proportion de *Neodiplostomum* d'environ 40%, due à la dominance des 16 espèces mentionnées dans le tableau précédent — à laquelle s'ajoute une participation notable (au moins 20%) du genre *Strigea* Abildg. (cf. Monographie, p. 473).

La prééminence de ces deux genres privilégiés caractérise donc très nettement la faune parasitaire des *Accipitres*. On peut d'ailleurs faire la même remarque à propos de celle des *Striges*, dans laquelle le genre *Neodiplostomum* prédomine avec ses 10 espèces (66%), tandis que par ses trois représentants, le genre *Strigea* atteint un indice de 20% (cf. Monographie, p. 483).

De ces faits, consignés dans le tableau ci-dessous, on conclura :

1° que la grande majorité des espèces du genre *Neodiplostomum* Rail. paraissent être des parasites primaires des deux lignées évolutives de Rapaces : leur spécificité de groupe s'y révèle avec évidence et leur représentation dans la faune parasitaire des *Accipitres* et des *Striges* atteint un pourcentage élevé (on avait déjà tiré une conclusion semblable à propos du genre *Strigea* Abildg., cf. p. 19);

2° qu'on peut présumer moins un parallélisme qu'une similitude et une dépendance entre les évolutions, décalées dans le temps, des genres *Strigea* et *Neodiplostomum*, dans les phylums raptorien et strigien, constatation que nous avions déjà faite à propos des genres *Cotylurus* Szid. et *Diplostomum* Nordm. (cf. p. 26).

De ces remarques, nous essayerons de tirer quelques considérations sur la phylogénie des *Strigeides* (cf. p. 77 et suivantes).

Tableau 4 Genre NEODIPLOSTOMUM Rail.

Ordres d'Oiseaux	Parasites Nombre d'espèces	Hôtes Nombre de genres	Hôtes Nombre d'espèces	Infestation Nombre approximatif de cas
Accipitres	19	17	31	65
Cuculi	2	3	4	5
Striges	11	8	15	19
Upupae	1	1	1	1
Pici	1	1	1	1
? *Passeres*	1	1	1	1
		31	53	92

Ornithodiplostomum Dub. — Adapté aux *Anseres*, ce genre a été créé pour recevoir *O. ptychocheilus* (Faust), exclu de *Paradiplostomum* La Rue, dont le type et unique espèce est parasite de Reptiles.

Posthodiplostomum Dub. — Ce genre, dont la création résulte du démembrement de *Neodiplostomum* Rail., réunit 10 espèces sténoxènes, strictement adaptées aux Ardéidés et caractérisées par la possession d'une bourse copulatrice protractile; comme celles du genre *Apharyngostrigea* Ciurea, elles peuvent être considérées comme des parasites primaires de l'ordre des *Gressores* (représentant le 32% de la faune strigéidienne de cet ordre), tandis que deux autres espèces, *P. macrocotyle* Dub., de *Lari*, et *P. podicipitis* (Yamag.), de *Podicipedes*, sont mises au rang de parasites déserteurs. Ciurea (1930a) a montré que le type, *P. cuticola* (Nordm.), dont on connaît 31 cas certains d'infestation du Bihoreau d'Europe (12 cas), du Héron cendré (12 cas), du Héron pourpré (4 cas), du Héron crabier (2 cas) et de l'Aigrette garzette (1 cas : exemplaires non ovigères), obtient chez les trois premiers de ces hôtes des indices de fréquence élevés. Cet auteur remarque, en outre, qu'un Butor étoilé et trois Blongios nains n'ont pas été trouvés infestés; que *P. cuticola* ne peut atteindre le stade ovigère ni chez une jeune Spatule blanche, ni chez trois jeunes Aigrettes garzettes (essais d'infestation); enfin, que la Cigogne blanche et le Butor étoilé ne sauraient être infestés par ce Trématode.

Le tableau suivant donnera une idée de la spécificité parasitaire de ce genre.

Tableau 5 Genre POSTHODIPLOSTOMUM Dub.

Ordres d'Oiseaux	Parasites Nombre d'espèces	Hôtes Nombre de genres	Hôtes Nombre d'espèces	Infestation Nombre approximatif de cas
Lari	1	1	1	1
Podicipedes	1	1	1	1
Gressores	10	9	15	47
		11	17	49

Procrassiphiala Verma. — Ce genre, établi par Verma (1936a) pour inclure deux espèces nouvelles, *P. titricum*, que nous choisissons comme type, et *P. cuckooai*, n'a été défini que par une très brève diagnose, insuffisante à justifier sa validité et à le distinguer, au point de vue anatomique, de *Neodiplostomum* Rail., auquel il s'oppose pourtant par l'adaptation de l'espèce-type aux *Charadrii*.

Nous révoquons en doute l'attribution à ce genre de la seconde espèce, parasite de *Cuculi*, dont les quelques caractères indiqués

par VERMA suffisent à la rapprocher de *Neodiplostomum ellipticum* (Brand.).

Par contre, nous croyons pouvoir établir par conjecture (aucune figure n'ayant été publiée par VERMA) une relation entre « *Neodiplostomum fungiloides* » Semen., 1927, et l'espèce type de *Procrassiphiala* — ces deux formes, adaptées à des *Charadrii*, étant caractérisées par l'élargissement du segment antérieur et par l'allongement du segment postérieur.

Pseudoglossodiplostomum n. g. — Nous créons ce genre pour inclure deux espèces parasites d'*Accipitres*, que VIDYARTHI (1938) avait attribuées au genre *Glossodiplostomum* Dub. Nous ne croyons pas qu'elles soient différentes l'une de l'autre (cf. p. 12 et 27).

Sphincterodiplostomum Dub. — Il s'agit d'un genre adapté aux Ardéidés et dont le type, *S. musculosum* Dub., est très nettement caractérisé par de grandes pseudo-ventouses et par la présence d'une profonde invagination tubuleuse dorsale du segment postérieur, resserrée en son milieu par un sphincter globulaire. Bien que ce dernier n'ait pas été remarqué par MOLIN (1861) chez « *Diplostomum auriflavum* », nous inclinons à croire que cette espèce, parasite d'*Ardea nycticorax* L., est congénérique de *S. musculosum.*

Theriodiplostomum n. g. — Le type, *T. lucidum* (La Rue et Bosma), et l'espèce congénérique, *T. texensis* (Chandler), se distinguent présentement des représentants de *Neodiplostomum* Rail. par leur adaptation aux Mammifères et par la grosseur des follicules vitellogènes. Il est prévisible que des caractères biologiques de différenciation accentueront cette opposition de genres jusqu'ici confondus (cf. p. 11-12 et 37-38).

Tylodelphys Dies. — L'espèce la plus fréquente et la mieux connue est *T. excavata* (Rud.), parasite de la Cigogne blanche et de la Cigogne noire (20 cas, dont 1 avec 2769 exemplaires, cf. CIUREA, 1928b); elle a été trouvée trois fois chez le Bihoreau d'Europe et une seule fois chez le Grèbe huppé (exemplaires jeunes !). Elle est donc bien adaptée aux *Gressores*, de même que l'espèce *T. americana* Dub., provenant de deux Ciconiidés du Brésil (Jabiru et Tantale, 3 cas).

Quant à *T. clavata* (Nordm.), choisie par le descripteur lui-même comme type du deuxième groupe de ses Diplostomes larvaires, puis conservée comme tel par DIESING qui fait de ce groupe le genre *Tylodelphys*, on doit dire qu'elle est moins spécifique que les deux formes précédentes, puisque CIUREA l'obtient de trois *Ardea cinerea* L. et de trois *Circus aeruginosus* (L.) infestés naturellement (le nombre maximum d'exemplaires étant respectivement de 276 et de 30 chez l'hôte le plus hospitalier de chaque triade). C'est à propos de ses recherches expérimentales que CIUREA (op. cit.) fait d'intéressantes remarques sur la spécificité : il constate

que *T. clavata* ne peut infester des oiseaux jeunes, tels que le Canard domestique, le Poulet, *Platalea leucorodia* L., *Egretta garzetta* (L.), *Falco subbuteo* L., *Haliaeetus albicilla* (L.), *Fulica atra* L., ni des oiseaux adultes comme *Botaurus stellaris* (L.), *Buteo lagopus* (Pont.), *Buteo buteo* (L.); que les résultats n'ont été positifs que pour *Circus aeruginosus* (L.) et pour *Ciconia ciconia* (L.) (individus jeunes !); que les exemplaires provenant de la Cigogne sont incomplètement évolués et en nombre moindre (95 contre 604 chez le Busard, malgré la plus forte quantité de larves infestantes administrées), car cet oiseau n'est pas l'hôte normal; que les exemplaires déficients sont éliminés peu de temps après l'infestation et, par conséquent, avant de parvenir à l'état adulte; qu'une longue captivité de l'oiseau diminue sa résistance naturelle au parasite; enfin, que le caractère biologique différentiel entre *T. clavata* et *T. excavata* réside bien dans l'adaptation de leurs métacercaires aux poissons d'eau douce pour le premier, à *Rana esculenta* (L.) pour le second.

Au même genre appartiennent encore deux espèces hébergées par des *Podicipedes : T. conifera* (Mehl.) [4 cas] et *T. elongata* (Lutz).

Ces faits, résumés dans le tableau suivant, montrent que *Tylodelphys* Dies. s'est plus spécialement inféodé au phylum hérodien et témoignent, à leur tour, de l'évidente relation de parenté que nous avons déjà reconnue plusieurs fois entre les *Gressores* et les *Accipitres* (cf. p. 14, 15, 18 et 24). Ils laissent entrevoir la possibilité d'une adaptation secondaire à ces deux ordres d'Oiseaux, si l'on envisage que ce genre [syn. *Diplostomum* Nordm., ex parte (IIme groupe), *Prodiplostomum* Ciurea] est voisin de *Diplostomum* Nordm. et que les métacercaires de l'espèce type, comme celles de *D. spathaceum* (Rud.), évoluent dans l'humeur vitrée de divers poissons.

Tableau 6 Genre TYLODELPHYS Dies.

Ordres d'Oiseaux	Parasites	Hôtes		Infestation
	Nombre d'espèces	Nombre de genres	Nombre d'espèces	Nombre approximatif de cas
Gressores	3	5	6	29
Accipitres	1	1	1	3
Podicipedes	3	1	3	6
		7	10	38

En conclusion, l'adaptation des *Diplostomini* présente de grandes analogies avec celle des *Strigeini* d'une part, et celle des *Cotylurini* d'autre part. On les trouve, en effet, chez les *Accipitres*, les *Gressores*, les *Striges*, les *Passeres* et les *Cuculi*, en compagnie des

représentants des genres *Strigea* Abildg., *Apharyngostrigea* Ciurea, *Ophiosoma* Szid. et *Parastrigea* Szid., ou chez les Oiseaux nageurs (*Anseres*, *Lari*, *Alcae*, *Colymbi*, *Podicipedes*, *Steganopodes*) et les Echassiers de marais ou de rivage (*Charadrii*), en promiscuité avec les espèces des genres *Apatemon* Szid., *Cotylurus* Szid., *Cardiocephalus* Szid. et *Pseudapatemon* Dub. Ils sont donc au point de divergence de deux grands courants évolutifs, de deux faisceaux de phylums comprenant l'un les ordres n°s 31 à 49 de la classification de STRESEMANN (Handbuch der Zoologie, 1934, p. 735-853, et aperçu d'ensemble, p. IX-X), l'autre les ordres n°s 23 à 30 [26]. De plus, trois de leurs genres, *Didelphodiplostomum* n. g., *Enhydridiplostomum* n. g. et *Theriodiplostomum* n. g., sont adaptés aux Mammifères. Cette tolérance distingue les *Diplostominae* Mont. des *Strigeinae* Rail., ceux-ci étant strictement tributaires des Oiseaux; nous chercherons plus loin comment interpréter ce fait (cf. p. 86 et suivantes).

Subsubfam. CRASSIPHIALINI Dub.

Diplostominae à follicules vitellogènes confinés dans le segment postérieur du corps.

Nous distinguerons deux groupes biologiques : celui des « *Alcyonicolae* » et celui des « *Charadriicolae* », définis ci-dessous.

Groupe des « Alcyonicolae ».

Crassiphialini sans pseudo-ventouses, à vésicule séminale suivie d'une poche éjaculatrice située dorsalement, à pore génital terminal. Parasites d'*Halcyones* [27]. Genre-type : *Crassiphiala* Haits.

Ce nouvel ensemble systématique constitue un groupe naturel et homogène, dont les espèces sont toutes sténoxènes; il comprend, outre le type, trois genres créés par YAMAGUTI : *Uvulifer*, *Pseudodiplostomum* et *Cercocotyla*.

Cercocotyla Yamag. — L'unique espèce, *C. cerylis* Yamag. [Japon], est une forme aberrante, dépourvue d'acetabulum et dont la bourse copulatrice spacieuse, incluant une grande ventouse, est comparable à celle de *Proterodiplostomum* Dub.[28]

[26] Les ordres 23 à 30 sont les suivants : *Laro-Limicolae, Alcae, Colymbi, Podicipedes, Sphenisci*, [*Tubinares*], *Anseres*, [*Anhimae*].

Les ordres 31 à 49 sont les suivants : *Steganopodes*, [*Phoenicopteri*], *Gressores, Accipitres, Cuculi*, [*Psittaci*], *Striges, Caprimulgi, Coraciae, Halcyones*, [*Meropes, Momoti, Todi*], *Upupae*, [*Trogones, Colii, Macrochires*], *Pici* et *Passeres*. On ne connaît actuellement aucun parasite chez les ordres dont les noms figurent entre [ ].

[27] Jusqu'ici, toutes les formes décrites sont privées de pseudo-ventouses. Seule, « *Proalaria alcedensis* » Patward., 1935, ferait exception. A ce propos, l'examen du matériel original est à refaire (cf. Monographie, p. 328).

[28] YAMAGUTI (1939) n'a pas reconnu l'existence d'une poche éjaculatrice, mais décrit et représente (fig. 36) en lieu et place une « pars prostatica » bien différenciée, mais non musculaire, elliptique, large de 54-75 μ et s'ouvrant dans l'utérus, du côté dorsal. C'est en tout cas un organe homologue.

Crassiphiala Haits. — Une seule espèce, *C. bulboglossa* Haits., parasite de *Ceryle alcyon* (L.) [Etats-Unis].

Pseudodiplostomum Yamag. — Ce genre asiatique avait été créé pour le génotype, *P. cochleariforme* Yamag., parasite de *Ceryle lugubris* (Temm.) [Japon]. En 1936, VERMA lui attribua deux espèces nouvelles, trouvées en Inde : *P. cochlearis*, d'*Alcedo atthis ispida* L., et *P. fraterni*, de *Ceryle varia* Strick. Nous transférons la première dans le genre *Uvulifer* Yamag., dont elle présente un des caractères de différenciation les plus sûrs : « the largest oral sucker, with its broad cup-like opening facing anteriorly » est plus grande (47/33 μ) que la ventouse ventrale « very small » (18/20 μ); en outre, elle est hébergée par le même hôte qu'*Uvulifer denticulatus* (Rud.). Récemment, YAMAGUTI (1939) la remplaça par *P. major*, de *Ceryle lugubris* (Temm.) [Japon].

Uvulifer Yamag. — Les espèces constituant ce genre ont, au contraire des précédentes, des aires géographiques éloignées : la plus anciennement connue, *U. denticulatus* (Rud.), parasite du Martin-pêcheur, est européenne; le type, *U. gracilis* Yamag., de *Ceryle lugubris* (Temm.), est localisé au Japon; *U. ambloplitis* (Hughes), de *Ceryle alcyon* (L.), est nord-américaine; *U. prosocotyle* (Lutz), de *Ceryle torquata* (L.), est brésilienne; enfin, *U. cochlearis* (Verma) mihi, d'*Alcedo atthis ispida* L., est indienne.

Groupe des « Charadriicolae ».

Crassiphialini à pseudo-ventouses, à vésicule séminale non suivie d'une poche éjaculatrice, à pore génital subterminal. Parasites de *Charadrii*. Genre-type : *Pulvinifer* Yamag.

Allodiplostomum Yamag. — Ce genre est intermédiaire entre *Diplostomum* Nordm. et *Pulvinifer* Yamag., par le fait du retrait inachevé des glandes vitellogènes, dont une traînée de follicules se prolonge encore jusque dans le lobe postéro-médian de l'organe tribocytique. Il réunit deux espèces asiatiques (Japon et Inde), trouvées chacune une seule fois.

Pulvinifer Yamag. — C'est le genre pour lequel YAMAGUTI (1933, p. 26) proposait de créer une nouvelle sous-famille. Dans le cadre de la classification établie en 1938, nous ne pouvons qu'en faire le type d'un groupe supergénérique, puisque, en raison du confinement de ses glandes vitellogènes dans le segment postérieur, il appartient de fait à la sous-famille des *Crassiphialini*. Cette tendance à la localisation des follicules vitellogènes dans la partie du corps chargée des fonctions reproductrices est très caractéristique des *Strigeides* parasites d'Oiseaux : comme nous l'avons vu, elle prévaut chez les *Cotylurini* et s'oppose à celle que nous allons rencontrer chez les *Alariinae*, parasites de Mammifères, chez lesquels ces glandes sont confinées dans le segment antérieur.

En résumé, les représentants de la sous-sous-famille des *Crassiphialini* ont donc évolué en partie chez les *Charadrii*, en partie chez les *Halcyones*, ce qui justifie leur répartition en deux groupes biologiques distincts.

Subfam. Alariinae Hall et Wigd.

Diplostomidae à follicules vitellogènes confinés dans le segment antérieur du corps. Parasites de Mammifères [29].

Alaria Schrank. — Les représentants de ce genre, doyen des *Strigeida* et subdivisé par Krause (1914) en deux sous-genres, *Alaria* et *Paralaria*, sont adaptés aux Carnivores et occasionnellement aux Rongeurs; ils sont caractérisés morphologiquement par l'allongement et le grand développement de l'organe tribocytique, et biologiquement par leur cycle vital avec stade mésocercaire interpolé. Voici le tableau de spécificité, indiquant pour chaque parasite le nombre de genres et d'espèces d'hôtes.

		gen.	sp.
Carnivora :			
Canidae :	*A. (Alaria) alata* (Goeze)	3	6
	» » *americana* Hall et Wigd.	2	3
	» » *arisaemoides* Aug. et Uribe	2	2
	» » *canis* La Rue et Fallis	2	2
	» » *oregonensis* La Rue et Barone	1	1
	A. (Paralaria) intermedia (Oliv. et Odl.)	1	1
	» » *michiganensis* Hall et Wigd.	1	1
Felidae :	*A. (Alaria) alata* (Goeze)	1	1
	» » *americana* Hall et Wigd.	1	1
	A. (Paralaria) intermedia (Oliv. et Odl.)	1	1
Mustelidae :	*A. (Paralaria) clathrata* (Dies.)	1	1
	» » *freundi* Sprehn	1	1
	» » *mustelae* Bosma	2	2
	» » *pseudoclathrata* (Krause)	1	1
Procyonidae :	*A. (Paralaria) nasuae* La Rue et Towns.	1	1
Rodentia :			
Muridae :	*A. (Paralaria) mustelae* Bosma	1	1

On voit, par ce tableau, que les espèces du sous-genre *Alaria*, caractérisées par les deux processus auriculiformes de leur extrémité antérieure, sont plus spécialement adaptées aux Canidés et aux Félidés; que celles du sous-genre *Paralaria*, privées de ces organes, sont hébergées avant tout par les Mustélidés, les Procyonidés et les Muridés.

[29] Cf. *Alaria robusta* Verma.

La découverte d'une nouvelle espèce, *A. robusta* Verma, chez *Otogyps calvus* Scop., est un fait exceptionnel : bien que les exemplaires fussent ovigères, nous considérons l'hôte comme accidentel.

Cynodiplostomum Dub. — La seule espèce, *C. azimi* (Nazmi), est parasite du Chien.

Fibricola Dub. — Le type, *F. cratera* (Barker et Noll), avait été obtenu de *Fiber zibethicus* Cuv. Il fut retrouvé subséquemment chez le même hôte, ainsi que chez *Lutreola vison* Briss. et *Procyon lotor* L., puis chez des rats (« brown rats »), des souris (« meadow mice ») et des musaraignes (« short-tailed shrew »), enfin chez des rats, des souris et des chats infestés expérimentalement. Comme les représentants d'*Alaria* Schrank, il est donc adapté aux Carnivores et aux Rongeurs.

Les deux espèces congénériques sont *F. minor* Dub., d'*Hydromys chrysogaster* E. Geof., et *F. laruei* Miller, de *Procyon lotor* L.

Quant à la forme décrite par CHANDLER (1942) sous le nom de « *Fibricola texensis* », nous en avons fait une espèce congénérique de « *Neodiplostomum lucidum* » décrit par LA RUE et BOSMA, type du nouveau genre *Theriodiplostomum* (cf. p. 11). Toutes deux, en effet, présentent le même habitus, la même répartition des glandes vitellogènes, à gros follicules, dans le segment antérieur du corps, où ceux-ci sont denses, et dans le segment postérieur, où ils sont dispersés à la surface ventrale, s'étendant jusqu'au niveau du bord postérieur du deuxième testicule « et même au delà » (CHANDLER, op. cit., p. 157). Leurs cercaires, hébergées par des *Physa*, sont semblables (le nombre plus grand de protonéphridies observées par WEST (1935), chez la larve de *T. lucidum*, doit provenir d'une évolution ontogénique plus avancée du système excréteur — cas similaire : *Cercaria douglasi* Cort, cf. SEWELL, 1930, p. 372).

La métacercaire de *Theriodiplostomum texensis* vit non enkystée dans la cavité du corps de têtards ou de ses hôtes de transfert (Grenouille, Caméléon, Serpents), tandis que celle de *Fibricola cratera* s'encapsule dans les muscles des têtards, des Grenouilles ou des Serpents. En considérant conjointement ce caractère biologique et le mode de répartition des glandes vitellogènes, on parvient donc à opposer nettement les deux genres *Theriodiplostomum* et *Fibricola* (cf. p. 88). D'autre part, si l'on envisage leur adaptation aux Mammifères et leur tendance commune, en voie de réalisation, exprimée déjà chez le premier par la faible densité des follicules dans le segment postérieur et mieux encore chez le second par leur migration presque achevée dans le segment antérieur, on inclinera à les placer l'un comme terme moyen, l'autre comme terme ultime sur une même lignée évolutive se détachant d'une souche néodiplostomienne (cf. p. 87, 88 et diagramme 3, p. 83).

Mais la reconnaissance de cette dérivation n'implique pas la validation des conclusions de CHANDLER (op. cit., p. 158, 164 et 166), qui, d'ailleurs, sont infirmées dès le principe par le fait qu'elles découlent d'une attribution injustifiable de la nouvelle espèce décrite au genre *Fibricola*, en dépit des analogies reconnues et même d'une grande ressemblance avec « *Neodiplostomum lucidum* ». Non seulement l'auteur plaide en faveur de l'identité des deux genres, *Fibricola* Dub. et *Neodiplostomum* Rail., reliés par de prétendus intermédiaires congénères du premier, mais il suggère encore de confondre les sous-familles *Alariinae* Hall et Wigd. et *Diplostominae* Mont., auxquelles ces genres appartiennent, « puisqu'elles ne sont séparées morphologiquement que sur la base de la distribution des glandes vitellogènes ». Il invoque le fait que les cercaires des *Alariinae* ressemblent davantage à celles de *Theriodiplostomum* (syn. *Neodiplostomum*) *lucidum* et de *Diplostomum flexicaudum* (Cort et Brooks), que ces dernières, à leur tour, ne ressemblent aux larves de *Posthodiplostomum minimum* (McCal.) ou d'*Uvulifer ambloplitis* (Hughes), appartenant pourtant à la même sous-famille; mais il omet de faire état du second caractère fondamental de différenciation, tiré des considérations sur la spécificité parasitaire.

A ce propos, nous reconnaissons que le schéma actuel de classification des *Strigeida* peut paraître plus utile qu'efficace, en ce sens que s'il permet une détermination facile et un classement systématique commode des espèces, il ne révèle pas, à première vue et dans le détail, les limites des groupes naturels; mais, étant fondé essentiellement sur des considérations physiologiques (spécificité), en relation avec certaines particularités anatomiques (distribution des glandes vitellogènes), il reste susceptible de définir l'orientation des principales lignées évolutives des parasites, coïncidant avec celle des phylums de leurs hôtes. C'est ce que nous essayerons de préciser dans la seconde partie de ce travail (cf. p. 56 et suivantes). Pour l'instant, nous pensons que, sans rompre les cadres de cette classification, il est aisé d'atténuer ce qu'elle aurait de trop statique en mettant l'accent non sur les caractères exprimés par les brèves diagnoses et ne s'appliquant qu'à des « réalités faites », mais sur les tendances sous-entendues, qui sont « toujours en voie de réalisation »[30].

Pharyngostomum Ciurea. — Les trois espèces de ce genre semblent adaptées aux Carnivores; deux d'entre elles, *P. cordatum* (Dies.) [Europe] et *P. fausti* Skrjab. et Popow [Russie], proviennent l'une du Chat sauvage, l'autre du Chat domestique; la troisième, *P. congolense* Van den Berghe [Congo belge], a été recueillie dans l'intestin d'une Genette, d'une Tortue terrestre et d'un Crapaud ! Une telle tolérance (qui crée un curieux précédent, puis-

[30] Cf. BERGSON, L'Evolution créatrice, p. 14.

que jusqu'ici aucun Strigéidé adulte n'avait été signalé chez un Batracien) ne saurait s'expliquer qu'à la lumière des faits établis par CUCKLER (1940b, p. 36). Cet auteur observe la migration de mésocercaires d'*Alaria*, ingérées par de jeunes chats (au lieu de souris et de rats : hôtes intermédiaires normaux) et passant de l'intestin dans la cavité du corps, traversant le diaphragme pour gagner les poumons, où elles se transforment en métacercaires non enkystées, remontant les bronches et la trachée jusqu'à la bouche, d'où elles redescendent dans le tube digestif pour y atteindre leur maturité sexuelle. Il semble donc bien qu'on soit en présence d'un cas similaire, que la Tortue et le Crapaud aient fonctionné comme hôtes accidentels, ce que croit aussi VAN DEN BERGHE qui n'indique pas si leurs parasites étaient ovigères.

Podospathalium Dub. — La seule espèce, *P. pedatum* (Dies.), a été trouvée au Brésil, chez deux genres de Didelphyidés.

L'étude des cycles évolutifs d'*Alaria mustelae* par BOSMA (1931, 1934), d'*Alaria intermedia* par ODLAUG (1940), de *Fibricola cratera* par CUCKLER (1940a) et de *Pharyngostomum cordatum* par WALLACE (1939) permet de répartir ces quatre espèces en deux groupes nettement opposés (cf. p. 87) et définis par les caractères suivants :

Groupe I: *Alaria.*

1° interpolation du stade mésocercaire; cycle vital requérant le concours de 4 hôtes (cf. p. 87, note 55);
2° présence de pseudo-ventouses ou d'auricules;
3° le tronc caudal de la cercaire contient 4 protonéphridies.

Groupe II: *Fibricola* et *Pharyngostomum.*

1° pas de stade mésocercaire; cycle vital se réalisant sur 3 hôtes;
2° absence de pseudo-ventouses;
3° le tronc caudal de la cercaire ne contient que 2 protonéphridies.

Supersubfam. PROTERODIPLOSTOMIDI Dub.

Proterodiplostomidae parasites de Crocodiliens et de Chéloniens. Organe tribocytique petit ou moyen, avec papilles.

Subfam. PROTERODIPLOSTOMINAE Dub.

Proterodiplostomidi à follicules vitellogènes répartis dans les deux segments du corps.

Archaeodiplostomum Dub. — C'est le seul genre néarctique, actuellement connu, de cette sous-famille; il est adapté aux Alligatoridés et représenté par l'espèce-type, *A. acetabulata* (Byrd et Reiber), parasite d'*Alligator mississipiensis* (Daud.) [Floride].

Mesodiplostomum Dub. — Le type de ce genre néotropical, *M. gladiolum* Dub., est adapté aux Alligatoridés (3 cas) [Brésil].

Proterodiplostomum Dub. — Les deux espèces, *P. longum* (Brand.), type de ce genre néotropical, et *P. tumidulum* Dub., ont été trouvées chez des Alligatoridés, la première quatre fois, la seconde deux fois [Brésil].

Pseudoneodiplostomum Dub. — Ce genre paléotropical (régions éthiopienne et orientale), adapté aux Crocodilidés, est représenté par *P. thomasi* (Dollfus), qui en est le type, et par *P. siamense* Poir., le premier rapporté du Moyen-Congo (2 cas), le second trouvé chez des Crocodiles du Siam, morts à la ménagerie du Muséum, à Paris.

A cette sous-famille appartiennent encore quatre espèces dont l'attribution générique reste douteuse, faute de précision dans la description des conduits génitaux. Trois d'entre elles sont paléotropicales : ce sont « *Distoma bifurcatum* » Wedl, de *Champse vulgaris* (Cuv.) [Egypte] — probablement congénérique de *Pseudoneodiplostomum thomasi* (Dollfus) — « *Neodiplostoma* sp. » Dollfus, de *Champse cataphracta* (Cuv.) [Gabon], et « *Neodiplostomum crocodilarum* » Tub. et Masil., de *Champse porosa* (Schneid.) [Iles Palawan]. La quatrième, « Diplostome *medusae* » Dub., est néotropicale, parasite de *Caiman crocodilus* (L.) [Brésil, 2 cas].

Subfam. Polycotylinae Mont.

Proterodiplostomidi à follicules vitellogènes confinés dans le segment antérieur du corps.

Crocodilicola Poche. — L'unique espèce de ce genre néarctique, *C. pseudostoma* (Will.-Suhm), parasite d'*Alligator mississipiensis* (Daud.), a été retrouvée chez cet hôte par Poirier (1886) et par Byrd et Reiber (1942) [Caroline du Sud, Floride].

Cystodiplostomum Dub. — L'espèce-type de ce genre néotropical adapté aux Alligatoridés, *C. hollyi* Dub., a été obtenue trois fois de *Caiman crocodilus* (L.) et une fois de *Caiman latirostris* (Daud.) [Brésil].

Herpetodiplostomum Dub. — Ce genre néotropical inclut deux espèces brésiliennes : le type, *H. caimancola* (Dollfus), adapté aux Alligatoridés et obtenu de *Caiman crocodilus* (L.) [1 cas], de *Caiman latirostris* (Daud.) [1 cas] et de *Melanosuchus niger* (Spix) [2 cas], puis une forme congénérique, *H. testudinis* Dub., trouvée deux fois chez des Tortues.

Paradiplostomum La Rue. — Après épuration, ce genre néotropical, adapté aux Alligatoridés, ne conserve que l'espèce-type,

P. abbreviatum (Brand.), de « *Crocodilus* sp. », que nous avons retrouvée dans la collection de Vienne (hôte : *Caiman crocodilus* (L.)) [Brésil].

Polycotyle Will.-Suhm. — De ce genre néarctique, tributaire des Alligatoridés, on ne connaît qu'une espèce, *P. ornata* Will.-Suhm, que Poirier (1886), puis Byrd et Reiber (1942) retrouvèrent chez l'hôte-type, *Alligator mississipiensis* (Daud.) [Caroline du Sud, Floride, Georgie].

Prolecithodiplostomum Dub. — Les deux espèces brésiliennes, réunies dans ce genre néotropical adapté aux Alligatoridés, proviennent du même hôte, *Caiman crocodilus* (L.); ce sont *P. constrictum* Dub., qui en est le type (7 cas), et *P. cavum* Dub. (1 cas).

Pseudocrocodilicola Byrd et Reiber. — Ce genre néarctique, établi en 1942, réunit deux espèces nouvelles, parasites d'*Alligator mississipiensis* (Daud.): *P. americaniense* Byrd et Reiber, qui en est le type, et *P. georgiana* Byrd et Reiber [Georgie].

A la sous-famille des *Polycotylinae* Mont. appartiennent encore trois espèces insuffisamment connues pour être attribuées à un genre approprié : « *Diplostomum brevis* » et « *Diplostomum cinosterni* », tous deux décrits par MacCallum et provenant d'une même Tortue de l'Ile de Trinidad (Antilles), *Cinosternum scorpioides* (L.), puis « *Neodiplostomum gavialis* » Narain, hébergé par *Gavialis gangeticus* (Gm.) [Inde].

Supersubfam. Ophiodiplostomidi Dub.

Proterodiplostomidae parasites d'Ophidiens. Organe tribocytique grand, sans papilles.

Subfam. Ophiodiplostominae Dub.

Ophiodiplostomidi à follicules vitellogènes répartis dans les deux segments du corps. Absence de pseudo-ventouses. Présence d'une paraprostate. Genre-type : *Ophiodiplostomum* Dub.

Jusqu'à présent, cette sous-famille ne renferme que des genres néotropicaux [Brésil], parasites de Colubridés.

Heterodiplostomum Dub. — La seule espèce a été trouvée deux fois chez *Coluber* sp.

Ophiodiplostomum Dub. — L'espèce-type et unique provient de *Coluber* sp. (5 cas, dont 2 pour *Drymobius bifossatus* (Raddi)).

Petalodiplostomum Dub. — Une seule espèce, provenant de *Coluber* sp.

Subfam. Travassosstominae Bhalerao

Ophiodiplostomidi à follicules vitellogènes confinés entièrement ou presque entièrement dans le segment antérieur du corps. Présence de pseudo-ventouses. Absence de paraprostate; périprostate rudimentaire ou absente. Portions terminales des conduits génitaux et canal hermaphrodite inclus dans un bulbe musculaire. Genre-type : *Travassosstomum* Bhalerao.

Cette sous-famille a été établie pour deux genres asiatiques [Japon et Inde], parasites de Colubridés.

Proalarioides Yamag. — Le type et seule espèce, *P. serpentis* Yamag., provient de *Coluber quadrivirgatus* Boie. Il a été obtenu expérimentalement à partir de la métacercaire chez *Coluber climacophorus* Boie.

Travassosstomum Bhalerao. — La description du type, *T. natritis* Bhalerao, 1938, est postérieure à celle d'une espèce congénérique, attribuée originellement au genre *Proalarioides*, *T. tropidonotis* (Vidyarthi, 1937) mihi. La ressemblance des deux formes, leur hébergement par le même hôte, *Tropidonotus piscator* (Schneid.), et la simultanéité de leur découverte pourraient, à première vue, engager à les faire tomber en synonymie. Pourtant elles se distinguent assez bien l'une de l'autre par les rapports inverses des dimensions du corps à celles des œufs :

	Longueur totale	Diamètres des œufs
T. natritis	1,68 - 4,62 mm.	97 - 110 / 50 - 72 μ
T. tropidonotis	6,11 - 7,13 mm.	51 - 81 / 100 μ

Subfam. Bolbocephalodinae Dub.

Bolbocephalodidae à follicules vitellogènes confinés dans le bourrelet équatorial cupuliforme, séparant les deux segments du corps.

Bolbocephalodes Strand. — Une seule espèce, parasite de *Gressores*.

Superfam. Cyathocotylides Dub.
Fam. Cyathocotylidae Poche

Cyathocotylides à corps soit piriforme et massif, soit ovale à linguiforme ou foliiforme, et plus ou moins concave ventralement. Organe tribocytique soit cyathoïde, soit circulaire ou elliptique, dans lequel ne pénètrent pas — ou qu'en partie — les organes génitaux. Testicules ovoïdes, sphériques ou réniformes, jamais lobés. Parasites de Reptiles, d'Oiseaux et de Mammifères.

Supersubfam. Cyathocotylidi Dub.

Cyathocotylidae à follicules vitellogènes s'étendant jusqu'au niveau du pharynx ou de la ventouse buccale, abondants surtout dans les parties latérales du corps, où ils apparaissent en bordure coronaire, mais n'envahissant pas l'organe tribocytique.

Subfam. Cyathocotylinae Mühl.

Cyathocotylidi à corps indivis. Parasites d'Oiseaux [31].

Cyathocotyle Mühl. — Ce genre est essentiellement adapté aux *Anseres*, qui en hébergent sept formes différentes : le type, *C. prussica* Mühl. (5 espèces d'hôtes) [Europe], *C. melanittae* Yamag. (2 espèces) [Japon], *C. orientalis* Faust [Chine], *C. szidatiana* Faust et Tang [Chine], *C. lutzi* (Faust et Tang) [Chine], enfin, *C. fusa* Ishii et Matsuoka [Japon] et *C. gravieri* Mathias [France], obtenus expérimentalement, les cinq derniers recueillis dans une seule espèce d'hôtes.

Les *Galli* en ont fourni deux représentants : *C. bambusicolae* (de *Bambusicola thoracica* : *Phasianinae*) et *C. lutzi* (de *Gallus domesticus* L.), l'un et l'autre provenant d'un seul hôte, décrits par Faust et Tang (1938) et attribués avec réserve au genre *Linstowiella* Szid. [Chine].

Aux *Podicipedes* revient *C. teganuma* Ishii, parasite du petit Grèbe du Japon.

Enfin, *C. calvusi* Verma a été trouvé chez *Sarcogyps calvus* (Scop.) [Inde].

Dans les attributions douteuses ou parmi les cas d'infestation anormaux, il faut citer : *C. oviformis* Szid. et *C.* spec. Szid. chez des Sternes [Rossitten] [32], *C. prussica* Mühl. chez de jeunes *Phalacrocorax carbo* (L.) [d'après Nikolskaja, 1939], et surtout *C. fraterna* Odhn. chez le Crocodile d'Egypte, *Champse vulgaris* (Cuv.) [33] !

Ainsi, toutes les espèces du genre *Cyathocotyle* sont eurasiatiques, à l'exception de celle d'Odhner. Elles constituent un peu plus du $^1/_5$ de la faune strigéidienne des *Anseres*, qu'elles caractérisent typiquement avec les représentants des genres *Apatemon* Szid., *Cotylurus* Szid. et *Diplostomum* Nordm. Peut-être pourraient-elles s'élever avec ceux-ci au rang des parasites primaires du phylum ansérien ?

L'hébergement de *C. lutzi* (Faust et Tang) par les *Anseres* et les *Galli*, de même que la représentation du genre *Cyathocotyle* chez des hôtes appartenant à ces deux ordres, militent en faveur de l'opinion de Boubier sur la dérivation probable des Anséri-

[31] Cas de *Cyathocotyle fraterna* mis à part.

[32] Cf. Szidat, 1936, p. 306 : *Cyathocotyle oviformis*. « 4 Exemplare aus *Sterna hirundo*, welche sich wohl nicht in dem richtigen Wirt befanden ». Id., p. 307 : hôtes de *Cyathocotyle* spec. : « *Sterna hirundo* und *Sterna paradisea* (verirrt?) ».

[33] Pour explication possible, voir cas de *Pharyngostomum congolense*, p. 38-39.

formes et des Galliformes à partir d'un stock extrêmement ancien d'oiseaux, dont le phylum palamédéen est le survivant.

Quant au phylum pygopodien, duquel procèdent les Podicipiformes, il prend origine, selon FÜRBRINGER, au point de divergence de la lignée ansérienne et du rameau tripartite *Steganopodes - Accipitres - Gressores.*

Holostephanus Szid. — Par le transfert des représentants du genre *Cyathocotyloides* Szid., que YAMAGUTI (1939, p. 205) considère comme synonyme d'*Holostephanus*, ce dernier comprend six espèces, y compris les formes japonaises, récemment décrites par cet auteur. Trois d'entre elles, trouvées à Rossitten, sont parasites de *Lari* : *H. lühei* Szid., type générique, provenant de *Sterna paradisea* Brünn. (1 cas) et de *Larus fuscus* L. (1 cas), *H. bursiformis* Szid., dont on ne connaît qu'un seul exemplaire de *Sterna paradisea*, et *H. dubius* (Szid.), hébergé par *Sterna hirundo* L. et *S. paradisea* Brünn.

Les trois autres espèces proviennent d'infestations expérimentales; ce sont *H. curonensis* (Szid.), du Canard domestique [Rossitten], *H. metorchis* et *H. nipponicus* que YAMAGUTI obtint de *Milvus migrans lineatus* Gray, à partir de kystes trouvés chez *Pseudorasbora parva* (Schleg.) [Japon].

Ainsi le genre *Holostephanus* Szid. paraît bien inféodé aux *Lari*. Ses représentants sont tous eurasiatiques.

Subfam. PSEUDHEMISTOMINAE Szid.

Cyathocotylidi à corps bisegmenté. Follicules vitellogènes disséminés dans les deux segments du corps. Parasites d'Oiseaux.

Pseudhemistomum Szid. — Le type, *P. unicum* Szid., et l'espèce congénérique, *P. minor* Szid., sont parasites de *Sternidae* [Rossitten].

En résumé, les *Cyathocotylidi* groupent des espèces eurasiatiques, s'inféodant essentiellement aux *Anseres* et aux *Lari*.

Supersubfam. PROHEMISTOMIDI Dub.[34]

Cyathocotylidae à follicules vitellogènes soit confinés en arrière de la ventouse ventrale (celle-ci étant généralement située à peu près au milieu de la longueur du corps) et groupés autour ou de chaque côté d'un organe tribocytique relativement peu développé, soit pénétrant en totalité dans un organe tribocytique plus développé, pouvant atteindre le niveau du pharynx.

Subfam. PROHEMISTOMINAE Lutz

Prohemistomidi parasites d'Oiseaux et de Mammifères.

[34] Par erreur typographique « PHOHEMISTOMIDI » (cf. Monographie, p. 442).

Subsubfam. PROHEMISTOMINI Dub.

Prohemistominae à follicules vitellogènes confinés en arrière de la ventouse ventrale et disposés en couronne autour de l'organe tribocytique relativement peu développé et creusé d'une cavité.

Linstowiella Szid. — Une seule espèce, recueillie à Rossitten, chez *Sterna paradisea* Brünn. D'après SZIDAT (1936, p. 298), cet oiseau ne serait pas l'hôte normal du parasite, puisque les Hirondelles de mer, essentiellement piscivores, « ne se nourrissent généralement pas de Paludines », qui servent de premier et de second hôtes intermédiaires.

Mesostephanus Lutz. — Ce genre compte 6 espèces réparties comme suit : le génotype, *M. fajardensis* (Price), parasite de *Sulidae* [Porto-Rico, Brésil], avec *M. appendiculatoides* (Price), de *Pelecanus occidentalis* L. [République dominicaine], et *M. infecundus* Lutz, de *Fregata aquila* (L.) [Brésil], constituent un groupe inféodé aux *Steganopodes*.

De nombreux spécimens de *M. odhneri* (Trav.) ont été obtenus expérimentalement dans l'intestin de quelques Socos, *Nyctanassa violacea* (L.), de l'ordre des *Gressores* [Brésil].

Trois exemplaires de *M. milvi* Yamag. provenaient d'une infestation naturelle de *Milvus migrans lineatus* Gray [Japon].

L'adaptation de ces cinq espèces témoigne des rapports phylétiques reconnus par FÜRBRINGER entre les *Steganopodes*, les *Accipitres* et les *Gressores*, qui, d'après cet auteur, tirent leur origine d'un rameau commun.

Enfin, *M. appendiculatus* (Ciurea) est parasite du Chien (2 cas d'infestation naturelle, 3 cas expérimentaux) [Roumanie, Ukraine, Etats-Unis]; CIUREA a pu le faire évoluer chez le Chat.

Paracoenogonimus Katsur. — Une seule espèce, obtenue expérimentalement chez des souris [Allemagne : Hambourg].

Prohemistomum Odhn. — Le type et seule espèce, *P. vivax* (Sons.), est décrit d'après un matériel provenant de *Milvus migrans aegyptius* (Gm.) [= *Milvus parasiticus* Daud.], de la région du Caire. AZIM l'obtint expérimentalement chez des rats et des chiens.

Subsubfam. PROSOSTEPHANINI Dub.

Prohemistominae à follicules vitellogènes confinés dans l'organe tribocytique très développé et massif.

Duboisia Szid. — Une seule espèce, parasite de *Ciconia ciconia* (L.).

Prosostephanus Lutz. — Au type, *P. industrius* (Tub.), parasite du Chien [Chine], viennent s'ajouter *P. parvoviparus* Faust et Tang, de *Meles leptorhynchus* A.M.-Edw. [Chine], et *P. pagumae*

(Faust et Tang) mihi, de *Paguma larvata* Temm. et *Mustela* sp. [Chine].

Ainsi, le genre *Prosostephanus* Lutz (syn. *Travassosella* Faust et Tang) ne réunit que des parasites de Canidés, de Mustélidés et de Viverridés, localisés en Chine.

Subfam. Szidatinae Dub.

Prohemistomidi parasites de Reptiles.

Subsubfam. Szidatini Dub.

Szidatinae à follicules vitellogènes confinés en arrière de la ventouse ventrale et disposés en deux amas latéraux et parallèles, dès le niveau et en arrière de l'organe tribocytique relativement peu développé et creusé d'une cavité.

Szidatia Dub. — Une seule espèce, dont l'hôte normal est *Tropidonotus viperinus* (Lat.) [Tunisie].

Subsubfam. Gogateini Dub.

Szidatinae à follicules vitellogènes confinés dans l'organe tribocytique très développé et massif.

Gogatea Lutz. — Une seule espèce, parasite de *Tropidonotus piscator* (Schneid.) [Birmanie].

En résumé, si les *Cyathocotylidi* ne renferment que des formes eurasiatiques, parasites d'Oiseaux (à la seule exception, tenue pour douteuse, de *Cyathocotyle fraterna* Odhn., cf. p. 43, les *Prohemistomidi* réunissent des parasites de Reptiles, d'Oiseaux et de Mammifères, disséminés dans une aire géographique beaucoup plus vaste.

Fam. Brauninidae Bosma

Cyathocotylides à corps utriforme par le fait du grand développement du repli ventral latéro-postérieur formant une sorte de « manteau » enveloppant complètement l'organe tribocytique et s'ouvrant à l'extrémité antérieure, pour permettre la fixation du parasite. Organe tribocytique compact, cordiforme, hypertrophié, englobant la totalité des glandes génitales, les follicules vitellogènes, les circonvolutions utérines et les caeca. Testicules profondément multilobés. Parasites de Mammifères marins.

Subfam. Braunininae Wolf

Braunina Heider. — Une seule espèce, parasite de Cétacés (*Delphinus delphis* L.) [3 cas; Mer Adriatique].

Considérations générales.

Dans les pages qui précèdent, nous avons essayé de prouver que la spécificité existe manifestement chez les *Strigeida* [35], qu'elle est le plus souvent relative et non pas rigoureuse comme chez les Ténias d'Oiseaux, dont FUHRMANN (1908, p. 11) pouvait dire : « Die verschiedene Arten von Vogeltaenien bewohnen immer nur 1 der 26 von uns unterschiedenen Vogelgruppen » — thèse confirmée par le même auteur (1932, p. 17-18). En conclusion de cette première partie, nous résumerons les points essentiels suivants :

1° Les *Proterodiplostomidae*, caractérisés anatomiquement par la possession d'une « prostate », sont tous des parasites de Reptiles — les *Proterodiplostomidi* étant adaptés aux Crocodiliens et aux Chéloniens, les *Ophiodiplostomidi* aux Serpents.

2° Les *Strigeidae* et les *Diplostomidae*, privés de cet organe, sont hébergés par les Oiseaux et les Mammifères.

3° Les *Strigeinae* et les *Diplostominae* sont inféodés aux Oiseaux (sur les 105 espèces de Diplostominés connues jusqu'ici, 5 seulement ont été décrites comme parasites de Mammifères et seront considérées comme formes transitionnelles, cf. p. 86 et suivantes).

4° Les *Duboisiellinae* et les *Alariinae* sont des parasites de Mammifères (sur les 20 espèces d'Alariinés connues jusqu'ici, une seulement proviendrait d'un Rapace diurne (!)).

5° Les *Strigeini* sont parasites habituels soit de *Striges* et de *Caprimulgi*, soit d'*Accipitres* et de *Gressores*, ou encore de *Passeres* (cf. p. 20).

6° Les *Cotylurini* sont hébergés essentiellement par des Oiseaux nageurs : *Anseres*, *Lari*, *Alcae*, *Colymbi*, *Podicipedes* et *Sphenisci*, et par des Echassiers de marais et de rivages : *Charadrii* et *Ralli* (cf. p. 24).

7° Les *Diplostomini* se trouvent soit chez les *Accipitres* et les *Gressores*, les *Striges*, les *Passeres* et les *Cuculi*, en compagnie des *Strigeini*, soit chez les Oiseaux nageurs (*Anseres*, *Lari*, *Alcae*, *Colymbi*, *Podicipedes* et *Steganopodes*) et les Echassiers (*Charadrii*), associés aux *Cotylurini* (cf. p. 33-34).

[35] Au surplus, les expériences de MATHIAS (1925), VAN HAITSMA (1931 a) et de FERGUSON (1940 a) semblent bien indiquer qu'apparemment les vers dépérissent quand ils ont produit leurs œufs dans un hôte anormal (cf. FERGUSON, op. cit., p. 369) ; celles de SZIDAT (1933, p. 447-454, 457) indiqueraient même qu'ils y restent immatures ; enfin, celles de CIUREA (1928 b, 1930 a) les confirment ou donnent des résultats négatifs sur des hôtes non appropriés (cf. p. 31 et 32-33) [voir aussi LUTZ, 1931, p. 352, et AZIM, 1935, p. 611-612].

Il semble que les jeunes animaux domestiques (poulets, canetons, chatons), si souvent utilisés en laboratoire, fassent preuve d'une tolérance particulière.

8° Les *Crassiphialini* sont des parasites de *Charadrii* et d'*Halcyones*, constituant deux groupes biologiques distincts (cf. p. 34 et 35).

9° Les *Cyathocotylidi* réunissent des espèces eurasiatiques, inféodées aux *Anseres* et aux *Lari* (cf. p. 44) — à une seule exception près, tenue pour douteuse.

10° Les *Prohemistomidi* groupent des parasites de Reptiles (*Szidatinae*), d'Oiseaux ou de Mammifères (*Prohemistominae*), disséminés dans une aire géographique beaucoup plus vaste (cf. p. 46).

11° Certains genres de parasites sont hébergés par un seul ordre d'Oiseaux ou de Mammifères :

Apatemon	(12 sp.)	*Anseres*
Pseudostrigea	(2 sp.)	*Accipitres*
Pseudapatemon	(3 sp.)	*Charadrii*
Allodiplostomum	(2 sp.)	*Charadrii*
Pulvinifer	(2 sp.)	*Charadrii*
Uvulifer	(5 sp.)	*Halcyones*
Pseudodiplostomum	(3 sp.)	*Halcyones*
Holostephanus [36]	(3 sp.)	*Lari*
Pseudhemistomum	(2 sp.)	*Lari*
Prosostephanus	(3 sp.)	*Carnivora*

12° Certains genres de parasites sont hébergés essentiellement par un ordre d'Oiseaux ou de Mammifères :

Apharyngostrigea [37]	(7 espèces sur 8)	*Gressores*
Cardiocephalus	(4 » » 5)	*Lari*
Posthodiplostomum	(10 » » 12)	*Gressores*
Alaria	(12 » » 13)	*Carnivora*

13° Les genres suivants ont des représentants dans plus de deux ordres d'hôtes (le nombre d'ordres figure entre parenthèses):

Strigea	(11)	*Neodiplostomum*	(5 ou 6?)
Ophiosoma	(3 ou 4?)	*Posthodiplostomum*	(3)
Parastrigea	(3)	*Tylodelphys*	(3)
Cotylurus	(10)	*Cyathocotyle*	(6)
Diplostomum	(8)	*Mesostephanus*	(4)

[36] Les trois cas d'infestation expérimentale ne sont naturellement pas envisagés ici : *Cyathocotyloides* = *Holostephanus curonensis* (Szid.), *H. metorchis* et *H. nipponicus* Yamag.

[37] La neuvième espèce, *A. pipientis* (Faust), a été obtenue expérimentalement.

14° Dans la faune parasitaire de quelques ordres d'hôtes, la discrimination des parasites primaires semble autorisée; elle révélerait les associations caractéristiques suivantes :

	Ordres d'hôtes	*Strigeidae*	*Diplostomidae*	*Cyathocotylidae*
Groupe I	**Carnivora**	—	*Alaria*	***Prohemistomidi***
	? Steganopodes	—	—	
	Gressores	*Apharyngo-strigea*	*Postho-diplostomum*	
	Accipitres	*Strigea*	*Neodiplostomum*	
	Striges	*Strigea*	*Neodiplostomum*	
	Passeres	*Strigea*	—	

	Ordres d'hôtes	*Strigeidae*	*Diplostomidae*	*Cyathocotylidae*
Groupe II	**Anseres**	*Apatemon, Cotylurus*	*Diplostomum*	***Cyathocotylidi***
	Lari	*Cotylurus*	*Diplostomum*	
	Colymbi	*Cotylurus*	*Diplostomum*	
	Ralli	*Cotylurus*	—	
	Charadrii	*Pseudapatemon*	*Allodiplostomum* *Pulvinifer*	
	Halcyones	—	*Cercocotyla* *Crassiphiala* *Pseudodiplostomum* *Uvulifer*	

Le groupe I est caractérisé par la présence des *Strigeini* (*Strigea* et *Apharyngostrigea*) et de *Diplostomini* appartenant aux genres *Neodiplostomum* et *Posthodiplostomum.*

Le groupe II s'oppose au précédent en associant les *Cotylurini* (*Cotylurus, Apatemon, Pseudapatemon*) aux *Diplostomini* du genre *Diplostomum.*

La faune parasitaire des *Charadrii* et des *Halcyones* est typiquement caractérisée par la dominance des *Crassiphialini.*

Parmi les *Prohemistomidi* hébergés par des Oiseaux et des Mammifères (sous-famille : *Prohemistominae*), le genre *Mesostephanus* est représenté par six espèces, dont une trouvée deux fois chez le Chien, trois inféodées aux *Steganopodes*, une parasite d'*Accipitres* et une obtenue expérimentalement chez quelques Socos (*Gressores*); le genre *Prohemistomum* n'a qu'un représentant chez le Milan parasite; le genre *Duboisia* provient d'une Cigogne; enfin, le genre *Prosostephanus* appartient à la faune parasitaire des Canidés, des Mustélidés et des Viverridés.

Les *Cyathocotylidi* groupent les genres *Cyathocotyle*, essentiellement adapté aux *Anseres* (7 espèces), *Holostephanus* et *Pseudhemistomum*, qui paraissent bien inféodés aux *Lari.*

Tableau 7

Strigea

	GALLI	COLUMBAE	LARI	CHARADRII	GRESSORES	ACCIPITRES	CARIAMAE	STRIGES	CAPRIMULGI	CORACIAE	PASSERES	
S. falconis	■	■				■■■■		■				Cf. tableau dans le texte et Monogr. p 70.
S. elongata						■					■	
S. glandulosa						■						
S. globocephala						■						
S. mcgregori						■						
S. streptocorpus						■						
S. vaginata						■■	■					Cf. texte et Monogr. p. 92.
S. bulbosa					■	■			■			
S. baylisi					■							
S. nugax					■							Cf. Monogr. p. 78 : historique.
S. strigis						■		■■				Cf. tableau dans le texte et Monogr. p. 89-90.
S. elliptica								■				
S. promiscua								■				
S. flosculus									■			
S. suttoni											■	
S. intermedia	■										■	de Gallus domesticus : un seul exempl. immature.
S. sphaerocephala											■	
S. sphaerula										■	■	Cf. Monogr. p. 85. Mouette provenant du Parc Zoologique de New York.
S. infundibuliformis			■									
S. nicolli				■								

15° Les *Strigeida*, à tous les degrés de leur hiérarchie systématique (cf. Monographie, p. 26 : classification), manifestent une spécificité de groupe.

a) Leurs hôtes, les Amniotes, qui ont en commun les deux superfamilles des *Strigeides* et des *Cyathocotylides*, ont vu s'adapter à leurs classes des familles ou des sous-familles de parasites différentes : c'est ainsi que les hétérothermes (Reptiles) hébergent les *Proterodiplostomidae* et les *Szidatinae*, tandis que les sténothermes (Oiseaux et Mammifères) ont en propre les autres groupes systématiques.

Tableau 8

Cotylurus

		GALLI	COLUMBAE	RALLI	LARI	CHARADRII	ALCAE	COLYMBI	PODICIPEDES	ANSERES	STEGANOPODES	ACCIPITRES
I	C. platycephalus				■		▪	▪	▪		▪	▪
I	C. communis				▪							
	C. pileatus				■		▪					
II	C. cornutus		▪			■	▪			■		
II	C. flabelliformis									■		
II	C. japonicus	▪								▪		
II	C. syrius									▪		
II	C. orientalis									▪		
III	C. erraticus							■				
III	C. aquavis				▪			▪				
IV	C. gallinulae			▪								
IV	C. hebraicus			▪								
IV	C. ban			▪								

Parasites de la bourse de Fabricius, du cloaque, du rectum ou du gros intestin.

Cas d'infestation expérim. non compté : Caille.
Cas d'infest. expérim. non comptés : Canards, poussins. de Gallus domesticus, un seul exemplaire.

b) Différents ordres d'hôtes ayant en commun une ou plusieurs familles, sous-familles ou sous-sous-familles de parasites, chaque ordre peut héberger des genres ou des groupements supergénériques appropriés. C'est ainsi que la plupart des ordres d'Oiseaux figurant au tableau établi sous chiffre 14 (p. 49) ont des parasites appartenant à la famille des *Cyathocotylidae* : ceux du groupe I hébergent les *Prohemistomidi*, ceux du groupe II les *Cyathocotylidi*. De même, chez les Reptiles, auxquels appartiennent les *Proterodiplostomidae*, on constate que les *Proterodiplostomidi* s'inféodent aux Crocodiliens et aux Chéloniens, tandis que les *Ophiodiplostomidi* n'ont leurs représentants que chez les Serpents. Chez les Oiseaux, dont la faune parasitaire compte une centaine d'espèces appartenant aux *Diplostominae*, on voit les *Charadrii* et les *Halcyones* s'approprier exclusivement les *Crassiphialini* et s'en partager les genres, ce qui autorise à répartir ceux-ci en deux groupes biologiques distincts : les « Charadriicolae » et les « Alcyonicolae » (cf. p. 35 et 34), le premier avec les genres *Allodiplostomum* et *Pulvinifer*, le second avec les genres *Cercocotyla*, *Crassiphiala*, *Pseudodiplostomum* et *Uvulifer* (cf. tableau, p. 49). Les *Accipitres*, les *Anseres* et les *Charadrii* ont adopté plusieurs *Cotylurini*, dont trois genres leur appartiennent respectivement et exclusivement : *Pseudostrigea*, *Apatemon* et *Pseudapatemon* (cf. p. 48, chiffre 11).

Tableau 9

Diplostomum		LARI	CHARADRII	ALCAE	COLYMBI	ANSERES	STEGANOPODES	ACCIPITRES	STRIGES
D. mergi	I					■			
D. orientale	I					■			
D. parviventosum	I					■			
D. pelmatoides	I					■			
D. pusillum	I					■			
D. vanelli			■						
D. colymbi	II				■				
D. gavium	II				■				
D. spathaceum	III	■		■			■		
D. indistinctum	III	■							
D. flexicaudum	III	■							
D. huronense	III	■							
D. baeri	III	■							
D. commutatum	III	■							
D. tregenna								■	
D. butei								■	
D. ketupanensis									■

Dans ce tableau ne figure pas *Diplostomum micradenum* (Cort et Brackett), obtenu expérimentalement chez le Pigeon domestique.

c) Différents groupes d'hôtes ayant en commun un ou plusieurs genres de parasites, chaque groupe a ses espèces ou ses sous-genres distincts. C'est ce que nous avons essayé de montrer à propos de *Strigea* et de *Neodiplostomum*, de *Cotylurus* et de *Diplostomum* notamment, et ce que nous résumerons dans les tableaux 7, 8, 9 et 10, qui mettent en évidence les groupes biologiques établis dans le texte (cf. p. 15, 21, 25, 28) et opposent les uns aux autres différents phylums d'Oiseaux (le nombre des carrés correspond à celui des espèces d'hôtes; pour le nombre de cas d'infestation, voir le texte et les tableaux 1 à 6).

Les tableaux 11 et 12 donneront un aperçu d'ensemble de la spécificité de groupe chez les *Strigeinae* et les *Diplostominae* d'Oiseaux.

Tableau 10

Neodiplostomum

		ACCIPITRES	CUCULI	STRIGES	UPUPAE	PICI	PASSERES	
Neodiplostomum	biovatum	×						
"	inaequipartitum	×						
"	krausei	×						
"	microcotyle	×						
"	obscurum	×						
"	paraspathula	×						
"	pseudattenuatum	×						
"	spathoides	×						
Conodiplostomum	acutum	×						
"	australiense	×						
"	palumbarii	×						
"	perlatum	×						Cf. Monogr. p. 252: hôtes et note 2.
"	sarcorhamphi	×						
"	spathula	×						
subgenus incertum	attenuatum	×						
"	butasturinum	×						
"	tytense	?×		×				Cf. Monogr. p. 267: historique.
"	aluconis			×				
"	canaliculatum			×				
"	morchelloides			×				
"	spathulaeforme			×				
"	strigis			×				
Conodiplostomum	brachyurum			×				
Neodiplostomum	cochleare	?×		×				Cf. Monogr. p. 231-232.
"	conicum	?×		×				Cf. Monogr. p. 232: histor.
"	travassosi			×				
"	rhamphasti					×		
"	ellipticum		×					
subgenus incertum	globiferum		×					
"	calaophilum n. sp.				×			Cf. Monogr. p. 231.
"	branchiocystis						×	Cf. Monogr. p. 225, note 3.

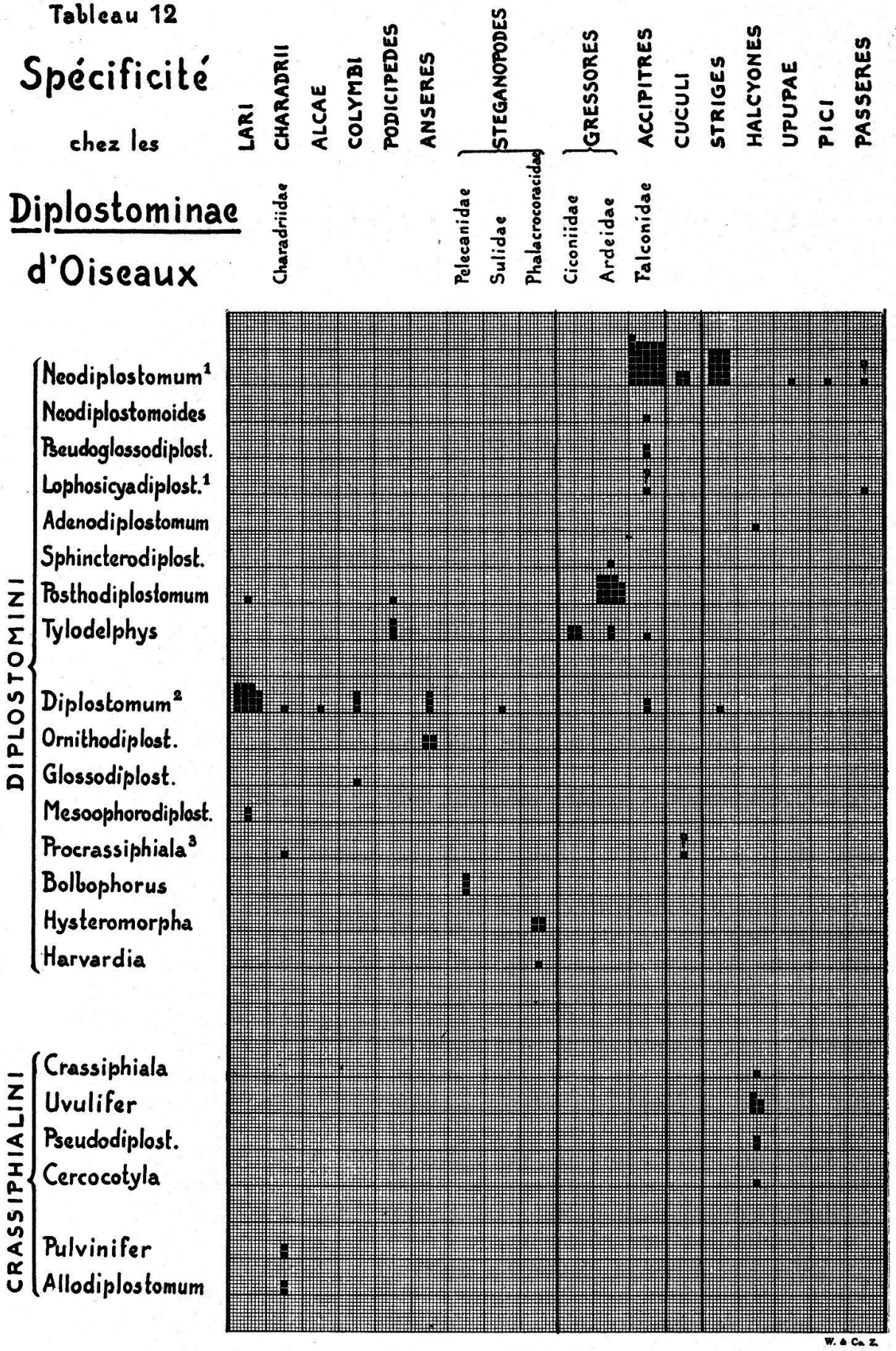
Tableau 11

Spécificité chez les Strigeinae

| | | |

Tableau 12

Spécificité chez les Diplostominae d'Oiseaux



[1] Cf. p. 28 et Monographie, p. 225, note 3.
[2] Ce tableau ne mentionne pas l'infestation expérimentale du Pigeon domestique par *Diplostomum micradenum* (Cort et Brackett).
[3] Cf. p. 31-32 et Monographie, p. 292 et 294.

SECONDE PARTIE

AFFINITÉS DES PARASITES : ESQUISSE PHYLOGÉNÉTIQUE

> Une définition parfaite ne s'applique qu'à une réalité faite: or, les propriétés vitales ne sont jamais entièrement réalisées, mais toujours en voie de réalisation; ce sont moins des *états* que des *tendances*.
>
> Le groupe ne se définira plus par la possession de certains caractères, mais par sa tendance à les accentuer.
>
> (BERGSON :
> « L'Evolution créatrice », p. 14, 116.)

L'utilisation des définitions statiques, énoncées dans la « Monographie des *Strigeida* », pourrait incliner celui qui les utilise à trancher automatiquement les questions posées par la détermination souvent difficultueuse de ces Helminthes. C'est cette tendance qui nous paraît se faire jour dans la malencontreuse discussion ouverte par CHANDLER (1942) sur la position systématique de sa nouvelle espèce — attribuée par erreur au genre *Fibricola* Dub. — et dans laquelle cet auteur suggère d'abolir la distinction établie par HALL et WIGDOR (1918) entre les *Alariinae* et les *Diplostominae* (cf. p. 5-6, 37-38). Si des formes transitionnelles devaient effectivement jeter un pont entre ces deux sous-familles — et en l'occurrence entre les genres *Fibricola* et *Neodiplostomum* — encore ne pourrait-on reconnaître, dans ces relations, que le jalonnement de lignées évolutives collatérales et singulières, parmi de multiples voies de dérivation plus directes, et non point de simples traits d'union fixant sur le même plan, en dépit des signes évidents d'une divergence fondamentale, deux groupes nettement adaptés aux classes de Vertébrés sténothermes et dont les rapports phylétiques nous paraissent complexes.

C'est que « trop souvent, écrit l'auteur de l'épigraphe qui résume notre pensée, on raisonne sur les choses de la vie comme sur les modalités de la matière brute ». Un système de définitions rigoureuses, établies par référence à « certains attributs statiques que l'objet défini possède et que les autres ne possèdent pas », s'accorderait difficilement avec une interprétation du mouvement évolutif. Et comme la concordance doit s'établir entre le schéma taxonomique et la généalogie proposée, il se pourrait que les catégories placées dans des cadres aussi rigides parussent artificielles. Mais

si la définition, en biologie du moins, « tient moins compte des états que des tendances, le groupe ne se définira plus par la possession de certains caractères, mais par sa tendance à les accentuer ». On concédera qu'il puisse néanmoins se distinguer d'une manière précise (bien qu'en ce qui concerne le critère principal, tiré de la répartition des follicules vitellogènes, la différence soit souvent « dans les proportions ») et qu'au cours de son évolution, il tende de plus en plus « à mettre l'accent sur ces caractères particuliers ». Aussi voudra-t-on considérer les diagnoses reproduites dans les pages précédentes comme des définitions dynamiques, exprimant ce que chaque tendance vise à obtenir.

Ceci dit, nous nous appliquerons à démêler quelques directions divergentes de l'évolution des *Strigeida*, en déterminant la nature des tendances qui se sont affirmées sur chacune d'elles. A vrai dire, bien des documents manquent actuellement pour reconstituer le détail de cette généalogie, dont l'esquisse ne sera, par conséquent, que problématique et incomplète.

L'origine du groupe reste incertaine. Par conjecture, Szidat (1929a, p. 685) assignait à la souche de l'ordre des *Strigeatoidea* La Rue, 1926, une forme originelle (« Urform ») d'un type « dem etwa *Sphaerostoma bramae* heute noch am nächsten steht ». A partir de ce type, deux rameaux principaux auraient divergé, auxquels correspondent les sous-ordres des *Schistosomata* et des *Strigeata*. Le premier, par *Liolope copulans* Cohn, parasite de Cryptobranches, dessinerait l'évolution des Trématodes sanguicoles de Reptiles, d'Oiseaux et de Mammifères. Odhner (1912) avait déjà établi une série de dérivation comparable : *Liolope - Hapalotrema - Bilharziella - Ornithobilharzia - Schistosoma*, considérant *Hapalotrema* Looss comme la forme importante et connective du chaînon et l'attribuant injustifiablement à la sous-famille des *Liolopinae*, en raison d'une apparente ressemblance morphologique avec le genre-type. D'après Szidat, ce serait approximativement de *Liolope* que procéderait la série aboutissant aux *Harmostominae*, dont les formes les plus évoluées, *Harmostomum* et *Urogonimus*, montrent, dans leurs stades larvaires, une adaptation particulière aux Mollusques terrestres.

Le deuxième rameau, correspondant au sous-ordre des *Strigeata*, n'a révélé jusqu'à présent aucun type susceptible d'établir avec quelque certitude une connexion avec la forme hypothétique originelle. Dans le fait, cependant, sur la base d'une homologie constatée entre les systèmes excréteurs des cercaires, La Rue (1926c, p. 272) conclut que les *Strigeidae* sont reliés aux *Schistosomatoidea* Stiles. Il propose d'inclure dans cette superfamille les trois familles des Vers sanguicoles : les *Aporocotylidae* des Poissons, les *Spirorchidae* des Tortues et les *Schistosomatidae* des Oiseaux et des Mammifères, que Stunkard (1923, p. 211) considérait « as constituting a well-defined group with inherent natural relationships ».

Dans ce groupe très ancien (op. cit., p. 213), les *Spirorchidae* occupent une position intermédiaire, et, par eux, les Schistosomes doivent être dérivés des *Aporocotylidae*, plutôt que des *Harmostomidae* comme le soutenait ODHNER.

Tandis que STUNKARD (op. cit., p. 212) établit la relation entre *Aporocotyle* et *Spirorchis*, en montrant l'identité d'organisation générale des deux genres, PRICE (1934c, p. 132), opportunément, décrit *Neospirorchis schistosomatoides*, qui vient relier étroitement les *Spirorchidae* aux *Schistosomatidae*. Enfin, BYRD (1939) résume les rapports phylétiques ainsi précisés au moyen d'un diagramme montrant notamment la réduction numérique des testicules et leur rétrogradation progressive par rapport à l'ovaire, dans la dérivation *Spirorchis - Hapalotrema*; précurseur de ce dernier genre, *H. polesianum* (Ejsmont, 1927) se situe au point de divergence de deux lignées, l'une aboutissant à *Vasotrema* Stunk., caractérisée par l'existence d'un seul testicule postovarien, l'autre jalonnée par les types génériques *Hapalotrema* Looss, *Amphiorchis* Price et *Hapalorhynchus* Stunk., qui ont deux testicules séparés par l'ovaire. Si l'on suit les dérivations successives de ces derniers à partir des *Aporocotylidae*, souche du groupe entier des Trématodes sanguicoles, on constate les tendances évolutives suivantes :

1° Acquisition de ventouses et passage du type monostome au type distome;
2° Arrangement linéaire, réduction numérique et rétrogradation des testicules par rapport à l'ovaire;
3° Réduction de la poche du cirre jusqu'à sa disparition à peu près complète;
4° Tendance à la bisegmentation du corps par une constriction transversale au niveau de la ventouse ventrale;
5° Maintien de l'hermaphroditisme;
6° Accroissement des dimensions des œufs.

En effet, les *Aporocotylidae*, dépourvus de ventouses, possèdent une poche du cirre faiblement développée et de nombreux testicules disposés antérieurement à l'ovaire, dans l'espace intercaecal. Chez les *Spirorchidae*, les ventouses apparaissent : le genre *Spirorchis* inclut des formes monostomes et des formes distomes; les testicules, indistinctement ou distinctement divisés en follicules, sont arrangés en série linéaire antérieure à l'ovaire, « occasionally with posterior testicular follicle placed posterior to ovary »; la poche du cirre reste petite, faiblement musculeuse et ne contient pas la vésicule séminale. Le genre *Hapalotrema* réunit des espèces distomes, à poche du cirre inchangée, à testicules divisés en plusieurs follicules séparés en deux groupes par l'ovaire et les conduits génitaux. L'unique espèce du genre *Amphiorchis* est distome; bien que pourvue d'une poche du cirre mieux développée, renfermant une vésicule séminale interne et de nombreuses cellules prosta-

tiques, elle accuse nettement la seconde des tendances évolutives ci-dessus énumérées, car elle possède deux testicules ovales, simples, indivis, entre lesquels s'intercale l'ovaire. Enfin, *Hapalorhynchus*, figurant comme terme ultime de la série, groupe plusieurs espèces distomes, présentant usuellement une constriction du corps au niveau de la ventouse ventrale (ce caractère se retrouve aussi dans le genre *Learedius* Price); toutes ont deux testicules lobés, mais non divisés en follicules séparés, un ovaire intertesticulaire et une poche du cirre petite, faiblement musculeuse, ne contenant pas la vésicule séminale, parfois si réduite qu'elle ne peut être distinguée (*H. evaginatus* Byrd) ou paraît manquer (*H. gracilis* Stunk., cf. 1923, p. 208).

Tous les types génériques appartenant à cette lignée sont de taille petite à moyenne, de forme allongée et ovale, à caeca simples [38], atteignant l'extrémité postérieure du corps, où se trouve une petite vésicule excrétrice en forme de V ou d'Y, à tronc impair très court — en connexion avec le pore terminal et se divisant en deux longs tubes collecteurs latéraux. Le tracé complet de ceux-ci n'a pu être observé chez les adultes; mais, grâce à la connaissance des deux cycles vitaux réalisés par Wall, en 1941 [de *Spirorchis elephantis* (Cort) et de *S. parvus* (Stunk.)], on sait, par l'examen des cercaires appartenant aux groupes E et G de la classification de Miller (1923 et 1926), que le système excréteur est du type « mesostoma » (Sewell, 1922, p. 321), c'est-à-dire que les canaux collecteurs, issus de la vésicule et parvenus au niveau de la ventouse ventrale, se divisent en branches antérieure et postérieure (cf. Wall, 1941 a, fig. 6; 1941 b, pl. I, fig. 1-10). Ces cercaires se développent dans des sporocystes de deux générations, dans lesquels on retrouve cette même topographie des canaux, héritée du miracidium (cf. Wall, 1941 b, pl. II, fig. 17 et 23).

Tous ces faits nous paraissent justifier l'idée d'une descendance possible des *Strigeida* à partir des *Spirorchidae*, auxquels ils seraient reliés par les genres *Hapalorhynchus* Stunk., *Amphiorchis* Price et, peut-être aussi, *Hapalotrema* Looss.

En effet, le genre *Mesoophorodiplostomum* Dub., caractérisé par une bisegmentation encore peu prononcée, un faible développement de l'organe tribocytique, et surtout par la position intertesticulaire de l'ovaire, servirait de terme connectif dans la dérivation à partir d'*Hapalorhynchus*. On le rapprochera, en particulier, d'*Hapalorhynchus stunkardi* Byrd, chez lequel la poche du cirre n'a plus que des parois minces et non musculeuses; de plus, les œufs sont grands et ovales, sans cornes, ni filaments polaires [39],

[38] Sauf chez les *Aporocotylidae*, où les caeca se prolongent antérieurement par un court diverticule.

[39] Ce dernier caractère paraît d'ailleurs peu important, puisqu'en dépit de la différence de forme des œufs, le genre *Spirhapalum* Ejsmont est devenu synonyme de *Hapalotrema* Looss : chez le premier, les coques sont sphériques, chez le second, munies de longs filaments tordus en spirale.

et le réceptacle séminal est petit. Cet organe, qui disparaît définitivement chez les Strigéidés, semble vestigial chez *Mesoophorodiplostomum*, puisque KRULL (1934, p. 355) décrit la partie proximale de l'utérus remplie de spermatozoïdes, serrés à tel point qu'elle apparaît « as a spherical seminal receptacle equal in size to, and opposite, ovary ». En fait, dans l'établissement de cette descendance, seule la situation du pore génital à l'extrémité du corps serait matière à objection. A ce propos, on conviendra d'un fait : c'est que dans la série évolutive aboutissant à *Hapalorhynchus*, cette ouverture est tantôt dorsale (*Aporocotyle*, *Hapalorhynchus*), tantôt ventrale (*Spirorchis*, *Amphiorchis*), et même indifféremment dans l'une ou l'autre situation chez *Hapalotrema*, proche de l'extrémité postérieure (*Aporocotyle*, *Spirorchis*) ou voisine de l'équateur (*Hapalotrema*, *Amphiorchis*, *Hapalorhynchus*), progressant du front du dernier septième du corps jusqu'à la ventouse ventrale très avancée dans la dérivation *Neospirorchis - Schistosoma*, reculant, au contraire, du niveau du premier testicule jusqu'à l'extrémité postérieure dans la descendance *Hapalorhynchus - Mesoophorodiplostomum*.

Au sujet de la divergence de ces deux lignées par lesquelles Schistosomes et Strigéidés d'Oiseaux attesteraient leur commune origine à partir d'une souche spirorchidienne, on remarquera l'adaptation fréquente, partielle ou totale, de plusieurs genres des premiers aux *Lari* (*Austrobilharzia* Johnst., *Gigantobilharzia* Odhn. et *Ornithobilharzia* Odhn.) et l'affinité probable de *Mesoophorodiplostomum pricei* (Krull) pour ces mêmes oiseaux ubiquistes et voraces (ce ver, dont 80 spécimens ovigères ont été obtenus expérimentalement d'une seule Mouette nourrie de poissons hébergeant la métacercaire du type « Neascus », fut décrit et figuré pour la première fois, en 1928, sous le nom d'« *Alaria* species », par LINTON, qui en trouva un exemplaire chez *Larus delawarensis* Ord.).

Le changement d'hôte et d'habitat pourrait s'expliquer, si l'on songe au rôle que jouent les furcocercaires dans leur brève existence aventureuse, en butte à tant d'obstacles et de fourvoiements. Ces larves, primitivement sanguicoles (groupes spirorchidiens E et G de MILLER, 1926, p. 66 et 67), sur lesquelles le sang exerce encore une action chimiotropique incontestable (cf. BLOCHMANN, 1910, p. 47-49; FUHRMANN, 1916, p. 390; DUBOIS, 1929, p. 121, 135-137), au lieu de réinfester de jeunes tortues, auraient été attirées dans le système circulatoire ou les branchies de poissons auxquels elles se seraient adaptées temporairement, comme en des hôtes d'attente et de transfert, ne parachevant leur développement qu'au moment du passage dans l'intestin d'oiseaux piscivores. Telle est bien la tendance qu'ont héritée certains Diplostomes larvaires : en provoquant expérimentalement l'infestation massive de petites truites par *Cercaria letifera* Fuhrm., nous avons constaté l'invasion rapide du système circulatoire et l'asphyxie consécutive à l'obstruction des artères branchiales. Tel est aussi le penchant qui carac-

térise les cercaires d'*Apatemon* Szid., dont le développement en *Tetracotyle* s'effectue entièrement dans le système circulatoire de sangsues d'eau douce. Ainsi le parasitisme intestinal des Strigéidés ne serait pas primitif, mais dériverait d'un parasitisme intra-vasculaire, comme l'atteste cette propension de certaines de leurs larves à pénétrer et à migrer dans le système circulatoire — l'enkystement dans la peau ou la musculature sous-jacente pouvant être interprété comme un renoncement à pousser plus avant ou comme la conséquence d'un fourvoiement.

Cette adaptation fortuite à un nouveau mode de vie dut entraîner, en dépit de la tolérance de l'hôte, le remaniement des équilibres physiologiques : le parasite, intensément affecté par les conditions mêmes de sa prémunition et soumis, par conséquent, à des variations profondes (mutations ou autre processus inconnu?), vit se modifier non seulement ses caractères morphologiques, mais aussi ses aptitudes biologiques : la surrection de l'organe tribocytique, liée à l'acquisition du pouvoir de sécréter des ferments protéolytiques, l'adaptation du segment antérieur à la double fonction d'adhésion à la muqueuse et d'acheminement vers la ventouse orale des tissus en partie digérés, annoncent les tendances originales et consacrent la dépendance d'un nouvel ordre de parasites à l'égard d'hôtes eux-mêmes plus évolués.

Peut-on voir dans la surrection de cet organe *sui generis* et dans la transformation de la partie antérieure du corps une de ces « inventions » de la vie, un de ces caractères « inédits », devenus héréditaires ? Il semble plutôt que ces faits témoignent d'une préadaptation, pour autant qu'on puisse homologuer l'organe tribocytique, à fonction digestive extra-intestinale, et l'intestin rhabdocoele des Gastérostomes — ce qui justifierait encore l'idée d'un rapprochement des sous-ordres *Bucephalata* et *Strigeata* (cf. La Rue, 1926c, p. 273-275) — et qu'on admette avec Woodland (1923, p. 234) la similitude entre l'excavation longitudinale qu'il observe chez une *Sanguinicola* soudanienne, la dépression cochléariforme d'*Alaria clathrata* (Dies.) et le canal gynécophore des Schistosomes mâles.

Mais les faits relatés ci-dessus, touchant cette propension évanescente à l'hémotropisme, sporadiquement conservée, arguent bien à propos de nos vues sur l'ascendance des Strigéidés. Szidat (1931, p. 172) en tirait d'ailleurs une conclusion de même portée : « Die Strigeiden der Gattung *Apatemon* sind demnach im Larvenstadium typische Blutschmarotzer, welche Tatsache für die Klärung der Verwandtschaftsverhältnisse zwischen Strigeiden und Schistosomiden von Wichtigkeit werden kann. » Dès lors, on conçoit moins bien leur dérivation des *Harmostomidae* par *Liolope copulans* Cohn, telle qu'Odhner l'avait envisagée; l'idée de cette descendance nous paraît même insoutenable, puisqu'elle omet de faire intervenir les relations reconnues par Stunkard entre les *Aporocotylidae* et les autres Trématodes sanguicoles et qu'elle choisit, comme terme de

passage, un parasite de Cryptobranches. Comme les Urodèles manquent en Amérique du Sud, en Asie méridionale et en Afrique (zone méditerranéenne exceptée), on ne saurait expliquer l'origine des deux groupes néotropical et paléotropical des Diplostomes de Reptiles, qui réunissent les formes les plus anciennes des Strigéidés (cf. p. 73), alors qu'on peut admettre vraisemblablement que leurs ascendants furent introduits sur les marges ou les aires de ces continents par la multitude des tortues marines et des tortues d'eau douce.

C'est bien, en effet, dans un embranchement voisin d'*Amphiorchis* Price que nous croyons trouver l'origine de ces Vers, qui constituent un groupe archaïque, bien défini biologiquement par leur stricte adaptation aux Crocodiles, aux Tortues et aux Serpents, et anatomiquement par la présence d'une paraprostate autant que par la forme toujours sphérique ou ovoïde des testicules indivis. En effet, le genre *Amphiorchis*, créé pour l'unique espèce *A. amphiorchis* Price, 1934, se situe très près d'*Hapalorhynchus* Stunk. (cf. Byrd, 1939, p. 138), dont il se distingue notamment par la position ventrale du pore génital. C'est pourquoi sa validité ne paraît pas définitivement garantie. L'espèce-type, parasite de Tortues marines, est une forme distome, élancée et subcylindrique; elle possède de longs caeca s'étendant jusqu'à l'extrémité postérieure du corps, deux testicules indivis et ovoïdes, séparés par l'ovaire, une poche du cirre bien développée — avec vésicule séminale interne, nombreuses cellules prostatiques et cirre — précédée d'une vésicule séminale externe, enfin, des glandes vitellogènes s'étendant de la bifurcation de l'œsophage jusqu'à l'extrémité du corps.

La comparaison avec *Heterodiplostomum lanceolatum* Dub., seul Diplostome ayant conservé une poche du cirre, d'ailleurs anormalement fonctionnelle, éclairera quelque peu ce mode de dérivation. Ce parasite brésilien de *Coluber* sp. est une des formes les plus élancées parmi les Diplostomes. Le segment postérieur est cylindrique; les caeca, qui en atteignent l'extrémité, sont entourés par les follicules vitellogènes (caractère que l'on rencontre typiquement chez *Hapalotrema* Looss et *Hapalorhynchus* Stunk.); les testicules, situés derrière l'ovaire, sont sphériques et indivis; la poche du cirre, petite et musculeuse — qui, déjà chez la plupart des *Spirorchidae*, n'incluait plus la vésicule séminale — ne contient ici que le cirre dévaginable et le canal sinueux prolongeant une petite paraprostate (homologue d'une « pars prostatica » externe): en effet, le ductus ejaculatorius et l'utérus s'ouvrent l'un près de l'autre dans un atrium très réduit, où débouche antérieurement à eux la poche du cirre, complètement indépendante du circuit génital mâle.

Il n'est naturellement pas possible de reconnaître, parmi les espèces actuelles, le prototype des Diplostomes de Reptiles, ou quelque forme transitionnelle rétablissant la liaison avec la souche

spirorchidienne. On verra seulement comment on peut définir diverses lignes d'évolution, en considérant la topographie des glandes vitellogènes, conjointement avec les connexions des conduits génitaux (cf. p. 73-77).

Quant à la dérivation à partir d'*Hapalotrema* Looss, on accordera qu'il serait prématuré de risquer une hypothèse. On envisagera seulement la possibilité de trouver également au niveau ou à la souche de cette forme l'origine d'autres lignées à affinités strigéidiennes. Ceci découle de la constatation faite par PRICE (1934c, p. 135) que le genre *Amphiorchis* apparaît plus étroitement apparenté à *Hapalotrema* Looss (syn. *Spirhapalum* Ejsmont) et *Hapalorhynchus* Stunk. qu'à aucun autre genre de Spirorchidés. Ainsi cette triade se présente comme un groupe homogène, dont la ligne évolutive est orientée essentiellement par la tendance à la réduction numérique et à la rétrogradation orthogénétique des testicules par rapport à l'ovaire, conjointement avec le déplacement des orifices génitaux (cf. EJSMONT, 1927, p. 233, 234, et fig. 6). Tenant compte de la relation qu'ODHNER (1912) établissait entre *Hapalotrema* et *Liolope* Cohn, dans la série de dérivation schistosomienne (non reconnue par WARD (1921) qui démontrait la similitude entre *Spirorchis* McCal. et *Schistosoma* Weinland), reprenant l'opinion de SZIDAT (1929a, p. 684) sur la possibilité de rattacher les *Harmostomidae* aux *Strigeatoidea*, au niveau d'un embranchement près duquel figurerait *Liolope copulans* Cohn, et sur la base de faits exposés ci-après, nous admettons la présomption d'une descendance des *Brachylaemidae* Joy., Baer et Tim.-Dav. (syn. *Harmostomidae* Odhn.), sinon précisément d'*Hapalotrema* Looss, du moins à partir de la triade incluant ce genre.

En 1940, ALLISON réalisait le cycle vital de *Cercariaeum constantiae* Mueller, dont la forme adulte, assignée à la famille des *Brachylaemidae*, présente les caractéristiques suivantes : pore génital terminal, testicules et ovaire situés dans le $^1/_4$ postérieur du corps. Les œufs, operculés et embryonnés, n'éclosent pas dans l'eau. Les larves sont des furcocercaires distomes, avec pharynx — à tronc caudal trapu, légèrement plus court que les fourchons à l'extrémité desquels s'ouvrent les pores excréteurs — produites par des sporocystes branchus et hébergés, comme les métacercaires, par des mollusques du genre *Campeloma* Rfq.; elles sont semblables à *Dicranocercaria brachycerca* U. Szid., 1932, de *Vivipara vivipara* L., et à *Cercaria sincera* Olivier, 1941, de *Valvata sincera* Say. Le système excréteur de cette dernière est du type « mesostoma »; il est comparable à celui des Strigéidés et répond à la formule : $2[(1+1)+(1+1+(1))] = 10$ protonéphridies. Comme le remarque ALLISON, la possession d'une queue « bien développée », par les cercaires, et l'occurrence des sporocystes dans des mollusques aquatiques indiquent que ces espèces sont probablement des formes ancestrales de *Brachylaemidae*, tandis que le type

furcocercaire suggère l'idée d'une « relation de parenté avec les *Schistosomatoidea*, les *Clinostomoidea* et les *Strigeoidea* ».

Dans ses notes préliminaires, ALLISON n'indique pas l'habitat de *Cercariaeum constantiae*. Par contre, JOYEUX, BAER et TIMON-DAVID (1934, p. 403-416) établissent que les cercaires de *Brachylaemus fuscatus* (Rud.) achèvent leur maturation dans la glande rénale de divers mollusques terrestres (entre autres *Helix pisana* (Mül.)), tandis qu'ALICATA (1940, p. 135-143) trouve les « adolescariae » de *Postharmostomum gallinum* (Witbg.) dans la cavité péricardique d'*Eulota similaris* Fér. Les œufs operculés, contenant un miracidium, doivent être ingérés. Les cercaires, engendrées par des sporocystes branchus, n'ont qu'un moignon de queue, traversé par les deux tubules excréteurs issus de la vésicule et s'ouvrant latéralement à son extrémité. Il se confirme que, libérées à maturité, elles infestent, par voie rénale, soit l'hôte même qui hébergeait les sporocystes, soit un autre mollusque — les transferts étant facilités par les périodes pluvieuses. Le fait qu'elles atteignent la cavité péricardique pour y accomplir leur maturation suggère l'idée de rapprocher ces Vers des Trématodes sanguicoles. D'autre part, l'atrophie de la queue bifide, encore bien développée chez les cercaires décrites par ALLISON, U. SZIDAT et OLIVIER, réduite à un moignon chez celles de *Brachylaemus* Duj. (syn. *Harmostomum* Braun), et enfin disparue chez celles d'*Urogonimus* Mont., prouve à l'évidence que ces formes, parasites de Vertébrés à sang chaud, constituent une série évolutive vraisemblablement dérivée des Spirorchidés et qu'ainsi les larves d'Harmostomides, selon l'exacte opinion de SZIDAT (1929 a, p. 684) « sind nämlich sekundär schwanzlos gewordene Jugendformen, die z.B. bei *Urogonimus* hochspezialisierte Anpassungen an das Leben in Landschnecken zeigen ». Dans cette nouvelle dérivation, reconnue par FUHRMANN (1928, p. 99), le point d'embranchement reste donc à préciser; on notera, à ce propos, que les miracidia du genre *Brachylaemus* Duj., comme ceux d'*Hapalotrema* Looss (à l'exclusion du synonyme *Spirhapalum* Ejsmont, dont les embryons sont ocellés), sont privés de taches oculaires pigmentées et que les formes adultes des deux genres ont en commun les caractères suivants : ovaire intertesticulaire; glandes vitellogènes localisées latéralement le long des caeca; poche du cirre petite et faible, ne renfermant que le canal éjaculateur et le cirre; vésicule séminale bien développée, libre dans le parenchyme. Le pore génital qui, chez *Hapalotrema*, est situé au niveau de l'ovaire, migre graduellement à travers la tétrade [*Brachylaemus* Duj. (= *Harmostomum* Braun) - *Ityogonimus* Lühe - *Urogonimus* Mont. - *Urotocus* Looss] pour atteindre l'extrémité postérieure chez ces deux derniers genres.

Comme les Brachylaemidés, les *Clinostomidae* Nicoll ont un ovaire intertesticulaire et ce type d'utérus récurrent, caractéristique des Strigéidés. SZIDAT (1929 a, p. 684) croyait déjà « dass die *Harmo-*

stomidae und weiterhin auch die Gattungen *Clinostomum* und *Sphaerostomum* verwandtschaftliche Beziehungen zu den übrigen Mitgliedern der LA RUEschen Ordnung der *Strigeatoidea* aufweisen ». Considérant l'arrangement et la structure des organes génitaux, WITENBERG (1925, p. 170) réunissait les *Harmostomidae* et les *Clinostomidae* dans la superfamille des *Clinostomoidea*. Or, les recherches de KRULL (1934c), de G. W. HUNTER et W. S. HUNTER (1934, 1935, 1935a, 1935b), aboutissant à la connaissance du cycle vital de *Clinostomum marginatum* (Rud.), obligent à modifier cette interprétation. Le fait que le miracidium de cette espèce possède deux paires de protonéphridies et ressemble à ceux de *Schistosomatium douthitti* (Cort) [cf. PRICE, 1931] et de *Diplostomum flexicaudum* (Cort et Brooks) [cf. VAN HAITSMA, 1931b], confirme la relation de parenté avec les *Strigeatoidea*. Mais l'intervention de rédies dans le cycle évolutif (cf. KRULL, 1934c) constitue une exception significative. La furcocercaire appartient à l'ensemble des « brevifurcate larvae »; possédant une crête médio-dorsale, elle ressemble aux quatre *Cercariae indicae* IX, XIII, XXXIX et LV, que SEWELL (1922, p. 45) incluait dans son groupe « *Lophocerca* »; mais celles-ci se développent dans des sporocystes et leurs fourchons sont ornés de lisières natatoires latérales. Par ses deux ocelles pigmentés, la cercaire des Clinostomes se distingue des larves de *Sanguinicolae* [40]. L'absence de lisières natatoires sur les fourchons l'oppose encore à ces dernières, en même temps qu'aux cercaires de *Spirorchidae*, décrites récemment par WALL (1941a, b) et attribuables aux groupes E et G de la classification de MILLER (1926). Par contre, la spinescence de la queue, la présence des ocelles, d'une crête médio-dorsale et d'une ébauche de ventouse ventrale, la similarité des systèmes excréteurs constituent autant de caractères permettant de la rapprocher des formes spirorchidiennes. En fait, avec *Cercaria whitentoni* Croft, 1934, *C. brevifurca* McCoy, 1929, et *C. bombayensis* n° 8 Soparkar, 1921 (cf. CROFT, 1934, p. 262-263), elle constitue un groupe homogène et singulier, pour lequel nous proposons le nom de « *Paralophocerca* ».

En résumé, admettant la présomption d'une dérivation des *Strigeida* à partir des *Spirorchidae* (genres *Hapalorhynchus* Stunk., *Amphiorchis* Price, et peut-être aussi *Hapalotrema* Looss), nous rattachons au phylum strigéidien les *Brachylaemidae* qui s'en distinguent par l'adaptation de leurs cercaires à des mollusques terrestres et par l'absence d'un organe de digestion extra-intestinale. Nous rapprochons aussi les *Clinostomidae* des *Spirorchidae* (genre *Spirorchis* McCal.) en raison des correspondances entre caractères larvaires énumérés ci-dessus. Par conséquent, nous élevons les *Brachylaemidae* au rang de supersuperfamille (*Brachylaemida* nom.

[40] *Cercaria cristata* La Val., *C. microcristata* Ercol. et *C. Sanguinicolae inermis* Plehn (cf. SCHEURING, 1922), attribuées par MILLER (1926, p. 327) au groupe « *Lophocerca* » de SEWELL.

nov.), les unissant aux *Strigeida* dans la sous-tribu des *Strigeoinae* nom. nov.; à cet ensemble, caractérisé par des furcocercaires à longs fourchons, issues de sporocystes — ou leurs dérivés acaudes — nous opposons les *Clinostomoinae* nov. subtrib., dont les larves,

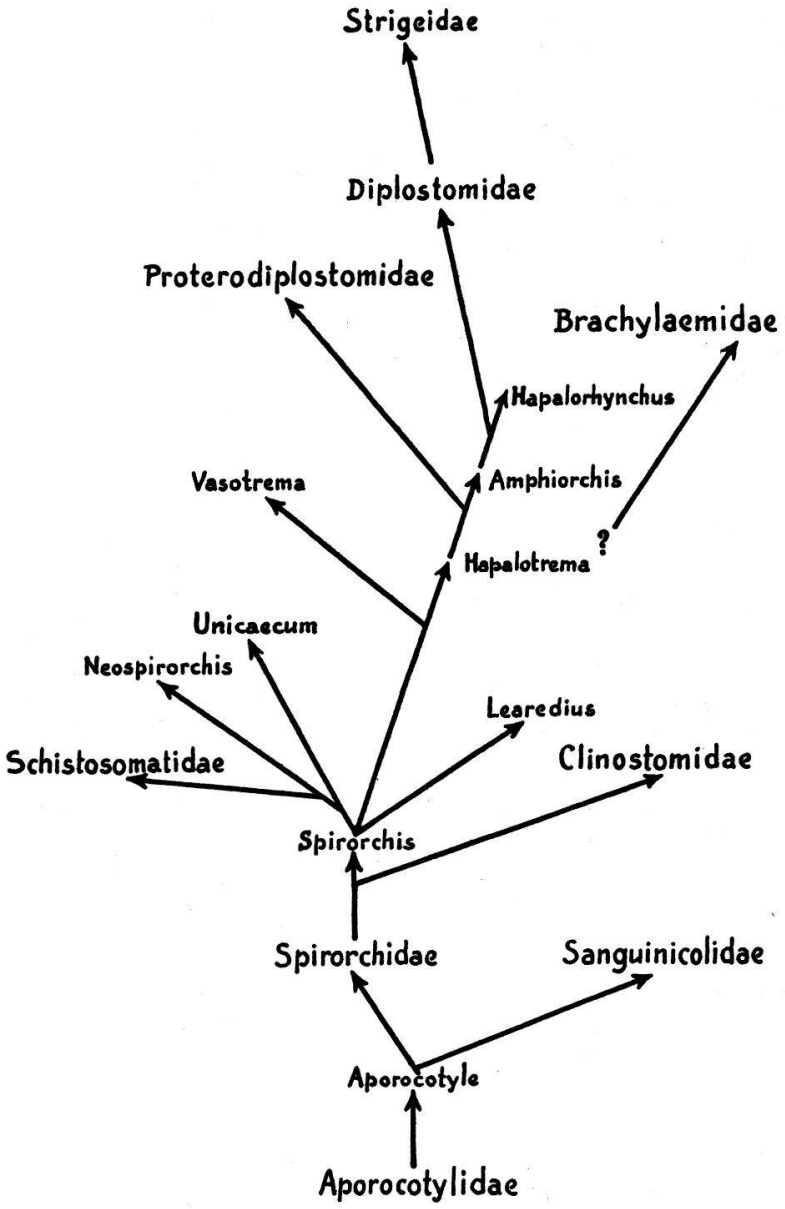
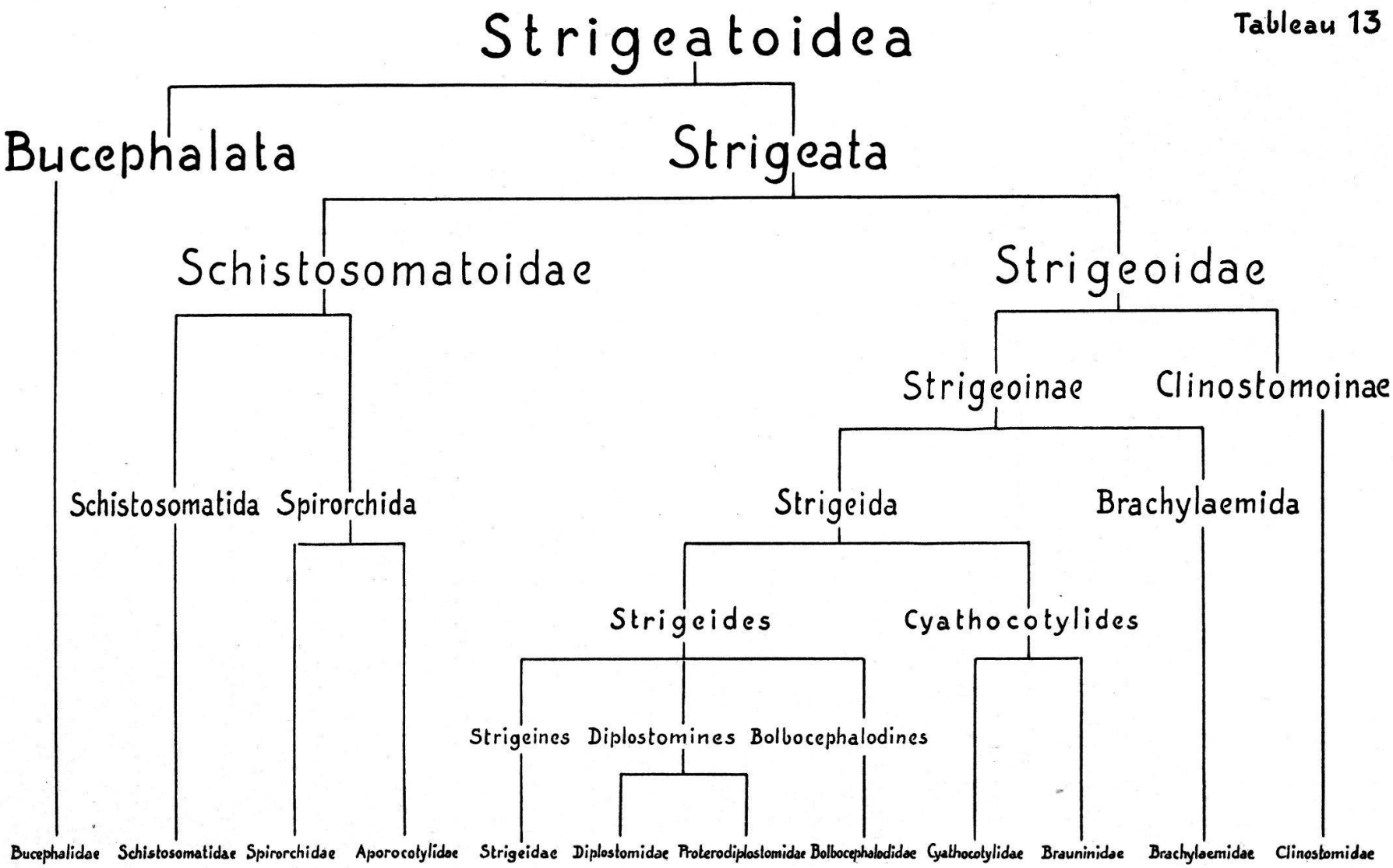


Diagramme 1 établi d'après le schéma de Byrd (1939, p. 145) et montrant les relations phylogénétiques probables des Trématodes sanguicoles et de leurs lignées de dérivation.

à fourchons courts, sont produites par des rédies. La tribu des *Strigeoidae* nom. nov. réunit ces deux groupements sur le plan même où figurent les Trématodes sanguicoles, ou *Schistosomatoidae* nom. nov.; enfin, de la fusion de ces deux tribus résulte le sous-ordre des *Strigeata* La Rue, qui, avec les *Bucephalata* La Rue, constitue l'ordre des *Strigeatoidea* La Rue.

Tableau 13


Strigeatoidea
Bucephalata
Strigeata
Schistosomatoidae
Strigeoidae
Strigeoinae
Clinostomoinae
Schistosomatida
Spirorchida
Strigeida
Brachylaemida
Strigeides
Cyathocotylides
Strigeines
Diplostomines
Bolbocephalodines
Bucephalidae
Schistosomatidae
Spirorchidae
Aporocotylidae
Strigeidae
Diplostomidae
Proterodiplostomidae
Bolbocephalodidae
Cyathocotylidae
Brauninidae
Brachylaemidae
Clinostomidae

Revenons aux *Strigeida* et recherchons d'abord les tendances générales qui caractérisent l'évolution du groupe entier et de ses sous-groupes. On constatera :

1° que, chez les *Strigeides*, les formes « hémistomes », à segment antérieur foliiforme à spatulé [taxonomiquement : *Diplostomines*], existant seules chez les Reptiles, sont phylogénétiquement plus anciennes que les formes « holostomes », à segment antérieur cupuliforme, utriforme ou tubuliforme [taxonomiquement : *Strigeines*], qui semblent en dériver et sont strictement adaptées aux Oiseaux (si l'on fait abstraction ici de l'unique représentant des *Duboisiellinae*, inféodé aux Didelphes);

2° que, chez les *Cyathocotylides*, les formes rappelant les « hémistomes » [taxonomiquement : *Prohemistomidi*] sont parasites de Reptiles, d'Oiseaux et de Mammifères, et réparties sur une aire géographique assez vaste (Europe, Asie, Afrique du Nord, Amérique centrale et Brésil), tandis que les formes plus évoluées [*Cyathocotylidi*] sont hébergées uniquement par des Oiseaux et limitées à l'Eurasie — donc phylogénétiquement plus récentes;

3° que les types morphologiques primitifs semblent donc bien avoir été allongés, linguiformes à faiblement bisegmentés, comme le sont certains Spirorchidés, desquels ils paraissent dériver;

4° que l'organe tribocytique, primitivement peu développé, tend à s'hypertrophier, devenant fongiforme, linguiforme, subcordiforme ou cyathoïde, ou se compliquant par division en deux lobes rétractiles, cependant que le corps se raccourcit et que le segment antérieur, s'excavant de plus en plus, devient cochléariforme [*Diplostomines*] ou utriforme [*Strigeines*];

5° que la disparition de la poche du cirre, chez les *Strigeides*, entraîne la formation d'une bourse copulatrice musculeuse, abritant souvent un cône génital destiné à remplacer cet organe d'accouplement (cf. FUHRMANN, 1928, p. 64): comparer, à cet égard, *Heterodiplostomum* à *Proterodiplostomum* ou *Pseudoneodiplostomum*, à *Paradiplostomum* et surtout à *Polycotyle*, chez lequel la série des ventouses dorsales contribue vraisemblablement à assurer la copulation (à noter, en particulier, qu'une bourse copulatrice existe chez *Mesoophorodiplostomum*, en lequel nous croyons reconnaître une forme archaïque des Diplostomes d'Oiseaux, cf. p. 59-60);

6° que, chez les *Strigeides*, les conduits génitaux, qui, primitivement, s'ouvraient séparément, l'un près de l'autre, dans la bourse copulatrice, ou convergeaient pour y déboucher [*Proterodiplostomidae*], tendent à confluer pour former un canal hermaphrodite traversant le plus souvent un cône génital [*Diplostomidae*, *Strigeidae*];

7° que les glandes accessoires du tractus génital mâle (« prostate ») tendent à se réduire : la paraprostate [41], caractéristique des Diplostomes de Reptiles (*Proterodiplostomidae*), déjà fort atrophiée ou même disparue chez certains d'entre eux, est remplacée, chez les formes plus évoluées, par une périprostate, diffuse chez *Proalarioides serpentis* Yamag. (1933, p. 93), très développée, au contraire, chez *Podospathalium pedatum* (Dies.) et chez *Duboisiella proloba* Baer, parasites de Didelphes (cf. Dubois, 1935b, p. 155, 156, et fig. 4, 6, 8 et 9; Baer, 1938, p. 77, 78, et fig. 5-6), mais partout ailleurs vestigiale (*Diplostomidae* et *Strigeidae* : cf. Krause, 1914, p. 126 et 151; Szidat, 1929a, p. 647). Chez *Apatemon* Szid., que nous considérons comme une forme très évoluée, les cellules périprostatiques ont même entièrement disparu, le canal éjaculateur paraissant posséder lui-même un épithélium à éléments glandulaires (cf. Szidat, loc. cit.);

8° que les testicules, primitivement sphériques ou ovoïdes, simples et indivis, tendent à se découper en lobes plus ou moins nombreux et à devenir réniformes, cordiformes ou claviformes, en se recourbant généralement en fer à cheval;

9° que le système excréteur se complique progressivement, soit par l'augmentation numérique des protonéphridies, soit par l'établissement de commissures préacétabulaire ou postacétabulaire. En effet, selon Ejsmont (1925, p. 942-943), les flammes vibratiles sont peu nombreuses chez *Sanguinicola* Plehn; d'après Wall (1941a, p. 405), leur nombre, constaté chez la cercaire de *Spirorchis elephantis* (Cort.), reste le même chez l'adulte (soit 5 de chaque côté du corps, tandis que d'après Byrd (1939, pl. III, fig. 6) il passe à 12 chez *Hapalorhynchus stunkardi*). Chez les *Strigeida*, au contraire, il est en général non seulement plus élevé par suite du dédoublement de plusieurs protonéphridies, déjà chez les cercaires (cf. Sewell, 1930, p. 379), mais il augmente encore chez les mésocercaires (cf. p. 90) et chez les métacercaires [42], à tel point, souvent, qu'il devient très difficile de l'estimer exactement [43]. En outre, les commissures, qui, chez les *Diplostomidae*, s'établissent au cours de la métamorphose holométabolique, existent déjà au stade cercarial des *Strigeidae*, attestant une accélération du développement de leurs larves, et, selon notre opinion, témoignant une évolution plus avancée du groupe lui-même;

[41] Définitions : cf. Monographie, p. 20.

[42] *Diplostomulum ambystomae* Rankin et Hughes, 1937, et *D. desmognathi* Rankin, 1937, ont un système excréteur constitué de 88 protonéphridies, alors que celui de *Tetracotyle communis* Hughes, 1928, en aurait 256 et celui de *T. orientalis* Faust, 1922, 640!

[43] On constatera ici que, dans la dérivation *Spirorchidae* - *Schistosomatidae*, la tendance contraire a dû se réaliser, puisque les cercaires des Schistosomes de l'Homme ont le système excréteur le plus simple, répondant à la formule : $2\,[(1+1)+(1+(1))]=8$ protonéphridies (celui des larves de *Spirorchis* se référant à l'expression numérique : $2\,[(2+1)+(1+1+(1))]=12$ flammes, soit, selon les conventions de Sewell (1930) : $2\,[(1a+1b+2)+(3+4a+(4b))]$.

10° enfin, que le cycle vital, qui se réalisait sur deux hôtes chez les Trématodes sanguicoles, en exige généralement trois chez les *Strigeida*, et même quatre chez les espèces appartenant au genre *Alaria* Schrank, ainsi que chez *Strigea vaginata* (Brand.), puisque sont successivement intercalés les stades d'attente métacercaire et mésocercaire.

Telles sont, croyons-nous, les principales tendances évolutives permettant d'entrevoir les linéaments d'une généalogie des *Strigeides* (sinon des *Strigeida*). Mais il y a celles qui paraissent étroitement liées aux facteurs déterminant la spécificité parasitaire. Nous avons déjà fait mention (p. 5) d'une relation entre le caractère anatomo-topographique correspondant à la distribution des glandes vitellogènes dans les segments du corps, et le caractère biologique d'adaptation à des catégories d'hôtes plus ou moins spécifiques. On constate, en effet, à partir du type diplostomien primitif (issu des Spirorchidés, cf. p. 59-60), à follicules répartis dans les deux parties antérieure et postérieure du corps, deux tendances évolutives opposées :

1° dans les lignées restant adaptées aux Oiseaux, les glandes vitellogènes tendent à se retirer du segment antérieur du corps pour se confiner dans le segment postérieur : le terme de ce retrait est atteint par les *Cotylurini* et les *Crassiphialini*;

2° dans les lignées évoluant chez les Mammifères, au contraire, les follicules tendent à disparaître du segment postérieur du corps pour se confiner dans le segment antérieur et s'accumuler dans l'organe tribocytique : cette localisation restreinte caractérise les *Alariinae* et les *Duboisiellinae*.

De la première de ces tendances, envisagée conjointement avec celle qui vise à l'établissement précoce de commissures reliant les troncs excréteurs latéraux (cf. p. 69, chiffre 9), nous tirerons un double argument en faveur de la descendance des *Cotylurini* (et naturellement aussi des *Strigeini*) à partir des *Diplostomini*.

La seconde tendance implique une dérivation des *Alariinae*, également à partir des *Diplostomini*.

Comme nous le laissions entendre dans les pages précédentes, nous ne pensons pas que les *Diplostomidae*, inféodés aux Vertébrés sténothermes, soient issus des *Proterodiplostomidae*, parasites d'Amniotes hétérothermes, mais plutôt que les deux groupes tirèrent leur origine d'au moins deux souches voisines de Spirorchidés. En fait, l'un et l'autre présentent cette seconde tendance. Les *Diplostomini*, qui devaient réunir primitivement les parasites d'Oiseaux issus du prototype familial (comparé à *Mesoophorodiplostomum*, cf. p. 59-60), ont les follicules vitellogènes répartis dans les deux segments, tandis que les *Alariinae*, qui procèdent d'eux, tendent à les accumuler en avant de la constriction trans-

versale. Il en est de même pour les Diplostomes de Reptiles : chez les *Proterodiplostominae*, parasites de Crocodiliens, ces glandes s'allongent dans les deux segments du corps, tandis que chez les *Polycotylinae*, hébergés par des Crocodiles et des Tortues, elles sont strictement confinées dans la partie antérieure.

Deux autres arguments militent en faveur du diphylétisme des *Strigeides*. C'est d'abord le fait qu'issus des Spirorchidés, les Diplostomes constituent un groupe assez récent de parasites, ayant dû s'adapter à l'intestin d'animaux contemporains des Tortues. Celles-ci, bien qu'apparues brusquement dès le Trias supérieur, sont essentiellement des Reptiles tertiaires. En effet, les Amphichélydes, aux caractères primitifs, qui ont vécu jusqu'au début de l'Eocène, formaient un groupe synthétique, dont les genres s'orientèrent soit vers les Pleurodires, soit vers les Cryptodires; les représentants de ces deux sous-ordres apparurent respectivement dès le Jurassique et dès le Crétacé. Mais c'est au cours de l'ère tertiaire que les Chéloniens acquirent leur constitution et se diversifièrent : dès l'Eocène, toutes les familles de Cryptodires, qui comprennent la majorité des Tortues actuelles, étaient constituées; leur distribution s'étendit dès lors aux cinq parties du monde [44].

Les animaux contemporains des Tortues étaient d'une part les Crocodiliens, de types analogues aux formes actuelles, et les Ophidiens — qui, avec les Chéloniens, continuèrent seuls à prospérer et à se diversifier — d'autre part les Oiseaux. On peut concevoir qu'aux premiers s'adaptèrent les *Proterodiplostomidae*, aux seconds, et peut-être plus tardivement, les *Diplostomidae*. En ce qui concerne ces derniers — et plus particulièrement leur évolution comparée à celle des Schistosomidés — nous avons déjà vu (p. 60) que les Lariformes seraient devenus les hôtes de plusieurs espèces sanguicoles, appartenant aux genres *Austrobilharzia* Johnst., *Gigantobilharzia* Odhn. et *Ornithobilharzia* Odhn., et vraisemblablement aussi du ver intestinal *Mesoophorodiplostomum pricei* (Krull), comparable à l'espèce-souche des Diplostomes avicoles; on sait, en outre, que les Mouettes hébergent plusieurs représentants du genre *Diplostomum* Nordm., que de nombreux Ansériformes recèlent *Bilharziella polonica* (Kowal.), que *Trichobilharzia kossarewi* Skrjab. et Zakharow, *Microbilharzia chapini* Price et *Chinhuta indica* Lal sont inféodés au même ordre, ainsi que toutes les espèces du genre *Pseudobilharziella* Ejsmont, enfin, que bien des *Diplostomini* et des *Cotylurini* sont parasites primaires du phylum ansérien. On rapprochera de ces faits celui de l'adaptation des *Cyathocotylidi*, d'abord aux *Lari* (*Pseudhemistomum* Szid. et *Holostephanus* Szid.), puis aux *Anseres* (*Cyathocotyle* Mühl.).

La paléornithologie nous apprend que parmi les ordres anciens figurent les Colymbo-Podicipédiformes, signalés dès le Crétacé,

[44] D'après C. Arambourg : « Les Animaux : Evolution des Vertébrés », Encycl. franç., V, p. 5.32-13.

les Pélécaniformes, Ciconiiformes et Ansériformes, qui apparaissent à la fin de cette période, les Telmatoformes (*Cariamae*, *Gruae*, *Limicolae* et *Laro-Limicolae*), les Ralliformes, Galliformes et Falconiformes, qui se manifestent dès l'Eocène; enfin, les Sphénisciformes, Columbiformes, Cuculiformes, Strigiformes, Coraciiformes, Piciformes et Passériformes, dont l'évolution se déroule dès la fin de l'Eocène (cf. LAMBRECHT, Handbuch der Palaeornithologie, p. 648). Ce n'est donc guère avant l'époque tertiaire qu'il faudrait envisager la possibilité d'une dérivation des Diplostomes à partir des Spirorchidés, et peut-être même seulement dès l'Oligocène, puisque les premiers genres d'Oiseaux actuels y font alors leur apparition [45].

Il s'ensuit que ce groupe relativement récent de parasites [46], en tant que « diplostomien », n'aurait pas évolué dans les phylums reptiliens archaïques de l'époque secondaire, desquels divergent les lignées-souches des Oiseaux et des Mammifères, mais que ses représentants, d'ascendance « spirorchidienne », se seraient adaptés plus tardivement au milieu intestinal des deux ordres de Sauropsidés actuels : les *Proterodiplostomidae* aux hétérothermes, les *Diplostomidae* aux homéothermes. Cela peut se concevoir sans peine, puisque les Oiseaux sont anatomiquement très voisins des Reptiles, et chimiquement beaucoup plus proches de ceux-ci que des Mammifères.

Un dernier argument, lié au précédent, mais moins péremptoire, procède de la distribution géographique des espèces appartenant à ces deux familles. Il faut reconnaître ici que nous devrions disposer d'une connaissance beaucoup plus étendue de la faune strigéidienne pour oser, de ce point de vue, tirer des déductions relatives à son évolution. Le problème, assurément, est des plus complexes. En effet, dans la mesure où la spécificité existe, la distribution des parasites doit se superposer à celle des hôtes, qui résulte elle-même, non seulement des conditions présentes, mais aussi, et peut-être davantage encore, de celles du passé. C'est pourquoi elle a probablement subi des fluctuations consécutives aux émersions des aires continentales, aux variations des climats, aux remaniements des bassins fluviaux et aux vicissitudes des rivages, des étangs et des marais. En ce qui concerne les Oiseaux, on

[45] D'après les données de la paléornithologie, voici les époques auxquelles sont signalés les genres actuels d'Oiseaux :

Eocène : *Aquila, Falco, Bubo, Philohela.*

Oligocène : *Colymbus, Podiceps, Sula, Pelecanus, Ibis, Anas, Fuligula, Larus, Vanellus, Milvus, Asio, Strix, Lanius.*

Miocène : *Phalacrocorax, Buteo, Haliaëtus, Ardea, Numenius, Uria, Meleagris, Anser, Cygnus, Limosa, Charadrius.*

Pliocène : *Ciconia, Gallus, Phasianus, Rallus, Gallinula, Sterna, Grus, Parabuteo, Vultur, Sarcorhamphus, Columba, Corvus.*

Pléistocène : *Gavia, Nyroca, Mergus, Alca, Spizaëtus, Baza, Circus, Astur, Gyps, Coragyps, Fulica, Chenopis.*

[46] BAER (1934, p. 72) reconnaît l'origine relativement récente des Trématodes digénétiques.

constate que leur faune parasitaire, dans son ensemble, est plutôt cosmopolite. Cela tient à l'ubiquité de bon nombre d'entre eux, aux migrations étendues et aux moyens passifs de dispersion des œufs ou des kystes de leurs parasites. Toutefois, les espèces des genres *Diplostomum* Nordm. et *Cotylurus* Szid. paraissent strictement limitées à la zone holarctique, qui semble avoir été le principal territoire d'expansion des *Diplostomidae*.

Au contraire, les Diplostomes de Reptiles (*Proterodiplostomidae* Dub.), dont l'aire de distribution est plus disjointe, appartiennent essentiellement aux zones paléotropicale et néotropicale. Il est intéressant et utile, en vue de préciser leurs tendances évolutives, de mettre en rapport les données anatomiques et biogéographiques. Ces helminthes constituent trois groupes. Le premier, correspondant à la sous-famille des *Proterodiplostominae* Dub., est caractérisé par la distribution des follicules vitellogènes dans les deux segments du corps et par la convergence ou la confluence du canal éjaculateur et de la paraprostate, l'utérus étant indépendant. Ses représentants, provenant des zones paléotropicale ou néotropicale, sont hébergés par des Crocodilidés (*Pseudoneodiplostomum* Dub. et « *Distoma bifurcatum* » Wedl) ou par des Alligatoridés (*Proterodiplostomum* Dub. et « Diplostome *medusae* » Dub.). Seul, *Archaeodiplostomum acetabulata* (Byrd et Reiber) est néarctique; mais, chez cette espèce, l'utérus débouche à l'extrémité de la prostate, dans le tractus génital mâle, qui devient ainsi un ductus ejaculatorius s'ouvrant au sommet d'un cône génital. Quant au genre néotropical *Mesodiplostomum* Dub., dont la prostate semble avoir complètement disparu et dont le canal éjaculateur aboutit, avec l'utérus, au sommet d'un cône génital rétractile — signe d'une évolution avancée — on pourrait voir en lui un terme de transition entre les *Proterodiplostomidae* et les *Diplostomidae*. Nous croyons plutôt que la vague ressemblance de ce ver avec le type néodiplostomien de Railliet est due à un phénomène de convergence : sous l'influence d'adaptations parallèles, ces formes auraient acquis quelques traits morphologiques comparables, mais les marques de leurs origines différentes persistent dans leur organisation, en particulier dans des organes comme les testicules qui sont moins atteints par l'action du milieu.

La sous-famille des *Polycotylinae* Mont. réunit les deux autres groupes, caractérisés l'un et l'autre par le confinement des follicules vitellogènes dans le segment antérieur du corps et par la convergence ou la confluence du canal éjaculateur et de l'utérus, la paraprostate pouvant être indépendante. Le premier associe exclusivement les genres néotropicaux *Prolecithodiplostomum* Dub., *Cystodiplostomum* Dub., *Paradiplostomum* La Rue et *Herpetodiplostomum* Dub., dont les conduits sexuels convergent vers une ouverture commune et dont la prostate est indépendante, longue et tubuleuse chez les deux premiers, petite et occupant l'axe d'un

cône génital très développé chez les deux autres. Le second comprend les genres néarctiques *Polycotyle* Will.-Suhm, *Crocodilicola* Poche et *Pseudocrocodilicola* Byrd et Reiber; cette triade paraît plus évoluée en ce sens qu'un ductus hermaphroditicus s'est formé, s'ouvrant au sommet d'un cône génital.

La revue de ces divers groupements révèle assez la diversité des Diplostomes de Reptiles et dispense de rappeler ici l'hétérogénéité constatée chez les *Ophiodiplostomidi* Dub. (cf. Monographie, p. 410-419). Que conclure de ces constatations, sinon que les types génériques envisagés ici jalonnent plusieurs phylums, dont il serait prématuré de préciser tous les rapports. A cet égard, le diagramme proposé par Byrd et Reiber (1942, p. 60) nous paraît discutable, et dès le principe, puisque deux formes aussi dissemblables que *Mesodiplostomum* Dub. et *Paradiplostomum* La Rue sont considérées comme descendant l'une de l'autre, en raison d'une prétendue homologie entre le diverticule atrial de la première et la paraprostate de la seconde. Cette étrange opinion procède directement de l'idée émise par La Rue (1926a, p. 6 et fig. 5) sur la signification du récessus de la bourse copulatrice de *Pharyngostomum cordatum* (Dies.)[47]. En outre, les rapports établis ne tiennent pas compte de la distribution géographique des genres, ni de la divergence des sous-familles, puisque dans la lignée A - K, on passe successivement d'ancêtres néotropicaux à des genres néarctiques, puis paléotropicaux, et cela sans égards aux caractères anatomiques autres que ceux des conduits génitaux, en omettant surtout de considérer la topographie des glandes vitellogènes. Tout au plus, peut-on conserver du schéma les dérivations G - I et J - K, en modifiant la première dans le but d'opposer *Archaeodiplostomum acetabulata* (de la sous-famille des *Proterodiplostominae*) aux types génériques des *Polycotylinae*. Parmi ces derniers, on distinguera la forme originale de *Polycotyle ornata* Will.-Suhm — dont la longue paraprostate est essentiellement glanduleuse — des genres *Crocodilicola* et *Pseudocrocodilicola*, chez lesquels cet organe comprend une poche fortement musculeuse, entourée de cellules sécrétrices. On pourrait même concevoir le renversement du sens de cette série, et, partant de *Pseudocrocodilicola georgiana* Byrd et Reiber, dont le facies est plus archaïque et plus proche du type spirorchidien, aboutir, par divergence au delà de *Pseudocrocodilicola americaniense* Byrd et Reiber, à *Crocodilicola* et à *Polycotyle*.

[47] Cette idée, reprise par Byrd et Reiber (1942, p. 62-63), a conduit ces auteurs à rechercher la signification évolutive de ce récessus, soit qu'ils le considérassent comme le « primordium » de la glande prostatique en voie de développement, soit qu'ils ne reconnussent en lui que le vestige de cet organe en train de disparaître. Nous ne pouvons souscrire ni à l'une, ni à l'autre de ces interprétations, car nous croyons que ce diverticule représente simplement le fond de la bourse copulatrice plus ou moins séparé du reste de la cavité par l'intumescence de la paroi ventrale circonscrivant l'atrium génital. D'ailleurs, la discussion nous paraît vaine, puisque *Pharyngostomum cordatum* appartient à une famille chez laquelle la paraprostate n'existe pas.

En effet, chez *Pseudocrocodilicola georgiana*, on peut considérer la « prostate » musculeuse et ellipsoïde, traversée d'un bout à l'autre par le canal éjaculateur, comme le vestige d'une poche du cirre dont l'endoprostate (= pars prostatica, cf. Monographie, p. 19)

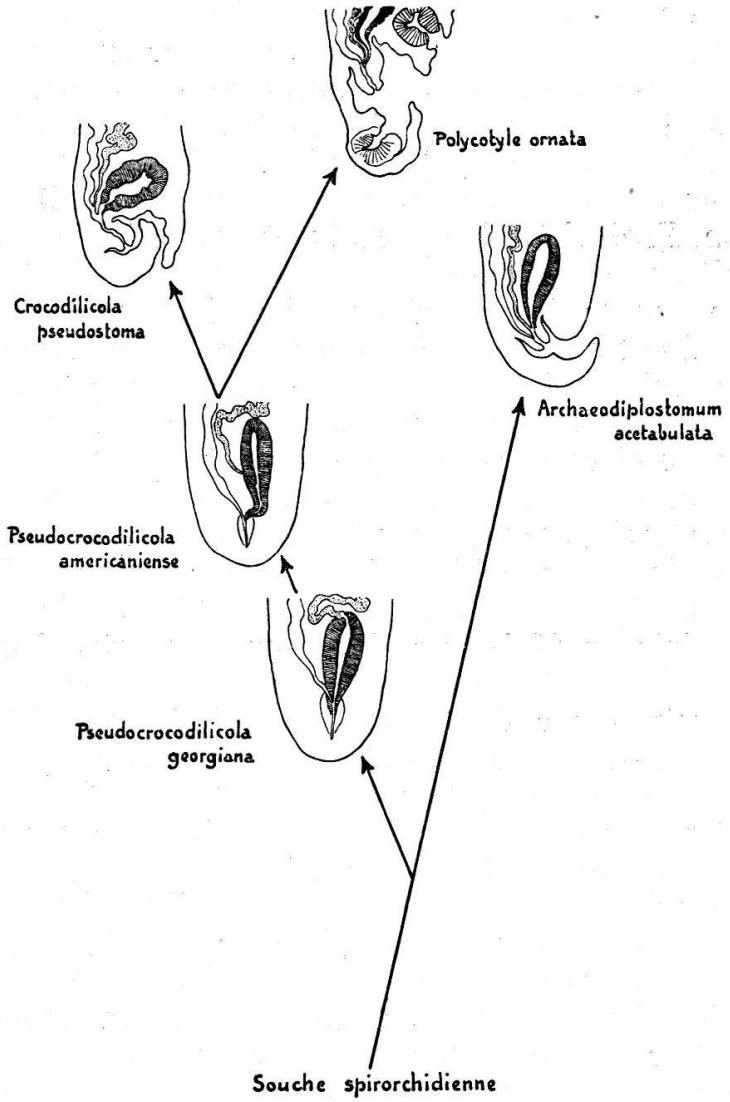


Diagramme 2 montrant les rapports phylétiques probables dans la série de dérivation des genres néarctiques des *Proterodiplostomidi*.

serait devenue périprostate. A l'appui de cette interprétation, nous citerons le cas similaire d'*Hapalorhynchus stunkardi* Byrd (cf. 1939, p. 132 et pl. II, fig. 5), Spirorchide dont la grande vésicule séminale est située presque entièrement en dehors de la poche du cirre, qui est atrophiée et entourée par une masse de cellules glandulaires périprostatiques [48]. A partir de ce type initial de la série,

[48] Une glande périprostatique, également très développée, existe chez *Hapalorhynchus gracilis* Stunk., dont la poche du cirre et le cirre sont manquants (cf. STUNKARD, 1923, p. 208).

on suivrait l'émigration rétrograde du ductus ejaculatorius — suivant la génératrice ventrale et jusqu'à l'extrémité distale de cette poche musculeuse — au terme de laquelle la libération lui permettrait de rejoindre directement l'utérus (cf. *Crocodilicola* [49]). Il semble qu'un processus analogue ait écarté du tractus génital la poche du cirre encore musculeuse d'*Heterodiplostomum lanceolatum* Dub.; mais ici, l'organe est traversé par un canal prostatique sinueux, issu d'un diverticule glandulaire antérieur. Ce complexe vestigial serait dès lors susceptible d'une double adaptation : ou bien la poche s'atrophie et le diverticule, en se développant, devient la paraprostate tubuleuse, telle qu'on la voit chez *Proterodiplostomum*, *Prolecithodiplostomum* et *Cystodiplostomum*; ou bien la glande disparaît et l'ellipsoïde musculeux subsiste, conservant peut-être de l'appareil copulateur primitif la fonction éjaculatrice. Ainsi — en dépit d'une opinion contraire généralement accréditée — s'expliquerait l'origine et se préciserait le rôle de la « paraprostate » des Diplostomes, résultant d'une évolution régressive de la poche du cirre et conservant, de cet organe, soit la fonction glandulaire qu'assumait la « pars prostatica » (paraprostate proprement dite de *Polycotyle ornata* Will.-Suhm et de la plupart des Diplostomes de Reptiles [50]), soit la fonction musculaire (poche éjaculatrice de *Crocodilicola pseudostoma* (Will.-Suhm)).

Dans la série de dérivation des genres paléotropicaux, en dépit du nombre insignifiant de données que nous possédons, il semble bien qu'on retrouve cette tendance à l'émigration rétrograde du canal éjaculateur. Si le dessin de l'extrémité postérieure de « *Diplostomum siamense* » Poir. (1886, pl. xx, fig. 1 = Monographie, fig. 266) est conforme à la réalité, on serait autorisé de rapprocher ce ver de « *Distoma bifurcatum* » Wedl (Monographie, fig. 270): chez les deux formes, parasites de *Crocodilus siamensis* Schneid. et de *Crocodilus vulgaris* Cuv., le ductus ejaculatorius paraît traverser une périprostate (vraisemblablement dérivée d'une pars prostatica libérée par atrophie complète de la poche du cirre) pour déboucher seul au sommet d'un cône génital très développé et même protrusible. Chez *Pseudoneodiplostomum thomasi* (Doll-

[49] Au sujet de la connexion des conduits génitaux de *Crocodilicola pseudostoma* (Will.-Suhm), il existe une divergence d'interprétation entre Byrd et Reiber, qui, se fondant sur une reconstruction d'après des sections (cf. pl. III, fig. 6), affirment la fusion du ductus ejaculatorius avec le canal prostatique, et nous-même, qui avons observé, sur une coupe longitudinale privilégiée (Monographie, fig. 276), la jonction du premier avec l'utérus, immédiatement en amont de la confluence du canal hermaphrodite avec l'émissaire de la prostate. Cette divergence, qui, à vrai dire, n'entraîne pas de contradiction irréductible, tant les points litigieux sont rapprochés, se justifierait s'il s'agissait, en réalité, d'observations faites sur deux espèces voisines, ce que Byrd et Reiber envisagent d'ailleurs comme possible (op. cit., p. 55).

[50] Contrairement à ce qu'affirment Byrd et Reiber (1942, p. 63), la paraprostate, chez les genres *Prolecithodiplostomum* et *Cystodiplostomum* (et autres), n'est pas réduite à un simple tube : en réalité, de nombreuses cellules glandulaires doivent y déverser leur sécrétion; mais l'état de conservation du vieux matériel récolté par Natterer est tel, que les tissus délicats sont généralement dissous et que seules subsistent les parois plus résistantes des organes et des canaux, qui dessinent alors des contours et des topographies avec une netteté sans pareille.

fus), d'*Osteolaemus tetraspis* Cope, ce canal se déverse sur la génératrice ventrale et à mi-longueur d'une petite prostate (comme chez *Pseudocrocodilicola americaniense*), qui occupe également l'axe d'un cône génital. Dans ces différentes formes, constituant la série K - J de Byrd et Reiber (1942, p. 60), l'utérus, comme nous l'avons déjà dit, est indépendant du tractus mâle, n'ayant pas encore été rejoint par le ductus ejaculatorius toujours lié exclusivement à la glande prostatique.

Quant aux espèces néotropicales, constatons seulement que toutes ont incliné à l'évolution glandulaire de la paraprostate, qui est longuement tubuleuse chez les unes, réduite et localisée dans la région axiale d'un cône génital bien développé chez les autres. Notons encore que la majorité d'entre elles appartiennent à la sous-famille des *Polycotylinae*, caractérisée ici par la convergence du ductus ejaculatorius et de l'utérus (sans formation d'un canal hermaphrodite par confluence).

L'évolution des *Diplostomidae* peut être entrevue, dans ses grandes lignes, en faisant intervenir les considérations tirées de l'étude de la spécificité (cf. p. 47, chiffres 3 à 8; p. 49, chiffre 14), conjointement avec les définitions des tendances évolutives des *Strigeida* (cf. p. 68-70), sans omettre la relation existant entre la distribution des glandes vitellogènes dans les segments du corps et l'adaptation à des catégories d'hôtes plus ou moins spécifiques (cf. 70, chiffres 1 et 2).

La discrimination des parasites primaires semble révéler, avons-nous dit, deux associations principales de *Diplostomini*, liées à deux groupes d'hôtes éthologiquement différents : l'une comprenant les genres *Neodiplostomum* Rail. et *Posthodiplostomum* Dub., inféodés essentiellement aux *Accipitres*, *Gressores*, *Striges* et *Passeres*, l'autre réunissant les nombreuses espèces de *Diplostomum* Nordm. et les rares représentants des « Charadriicolae » (*Allodiplostomum* Yamag. et *Pulvinifer* Yamag.), hébergés les premières par des Oiseaux nageurs (*Anseres*, *Lari*, *Colymbi*), les seconds par des Echassiers de marais et de rivages (*Charadrii*). Ainsi, l'arbre généalogique diplostomien procéderait de deux souches divergentes (cf. p. 34), dont l'évolution apparaît plus distincte pour la seconde, parce qu'à celle-ci se rattachent plusieurs espèces dont le cycle vital a été réalisé expérimentalement. C'est que, comme le rappelle G.-R. La Rue (1926c, p. 267 et 1938, p. 9), l'établissement d'un système taxonomique naturel doit être basé sur l'anatomie comparative de tous les stades ontogéniques et que, parmi les ensembles d'organes, seul l'appareil excréteur est susceptible d'une valeur particulière dans l'indication des relations de parenté. Celui des miracidia contribue, en effet, à définir les ordres et sous-ordres de la classe des Trématodes (cf. Faust, 1929, Human Helminthology, p. 85-87), tandis que celui des cercaires (conjointement avec

les caractères relatifs au pharynx et aux glandes de pénétration) permet d'établir les subdivisions de ceux-ci et de préciser les rapports phylétiques des divers genres. C'est ce que nous tenterons d'entreprendre ici.

On connaît relativement bien la constitution du système excréteur des cercaires de *Diplostomum* Nordm., qui comprend 16 protonéphridies et se trouve dépourvu de commissures préacétabulaire ou postacétabulaire :

Cercaria Diplostomi flexicaudi Cort et Brooks (d'après ces auteurs, 1928):

$2[(1a + 1b + 2) + (3 + 4a' + 4a'' + (4b' + 4b''))]$

Cercaria Diplostomi spathacei (Rud.) [syn. *Cercaria C* Szid., *Cercaria helvetica* XIII Dub.] (d'après DUBOIS, 1929):

$2[(1a + 1b + 2) + (3a + 3b + 4a + (4b' + 4b''))]$

Il reste donc à préciser laquelle des deux formules correspond à la réalité, car il est fort douteux qu'une différence de structure puisse exister entre deux espèces si voisines. A priori, celle de CORT et BROOKS semble plus adéquate, si l'on s'en réfère à l'étude de SEWELL (1930) sur l'« Evolution du système excréteur dans certains groupes de Furcocercaires »[51]. D'autre part, la seconde — à peine modifiée par rapport aux connexions (à préciser) des deux protonéphridies postacétabulaires : $2[(1a + 1b + 2) + (3 + 4a + 4b' + (4b''^{*} + 4b''^{**}))]$ — permettrait mieux d'établir la relation probable avec *Cercaria tenuis* Miller (cf. MILLER, 1926, fig. 74, et DUBOIS, 1929, fig. 18), qui semble congénérique de la larve de *Tylodelphys excavata* (Rud.), sommairement représentée par SZIDAT (1935, fig. 7) — toutes deux provenant de Planorbes et possédant quatre cellules glandulaires de pénétration, disposées en triangle au-devant de la ventouse ventrale.

La structure du système excréteur des cercaires de *Cotylurus* Szid. a été révélée et contrôlée par plusieurs auteurs (CORT, 1917, fig. 2c; MATHIAS, 1925, pl. III, fig. 2; H. M. MILLER, 1927, pl. III, fig. 6; CORT et BROOKS, 1928, pl. XXVI, fig. 1; DUBOIS, 1929, pl. IV, fig. 13; 1934b, fig. 1; HARPER, 1931, fig. 1B; WESENBERG-LUND, 1934, pl. XXIII, fig. 3 et pl. XXVII, fig. 1; WISNIEWSKI, 1935, pl. II, fig. 1). Elle est représentée par les deux formules suivantes, correspondant à l'immaturité (14 protonéphridies) et à la maturité des larves (20 protonéphridies), et caractérisée par l'existence d'une commissure préacétabulaire :

[51] On notera encore que *Cercaria chrysenterica* Miller et *Cercaria X* Baylis, toutes deux très semblables à celles que nous considérons ici, auraient 18 protonéphridies groupées comme suit: $2[(1a+1b+2)+(3+4a+4b'^{*}+4b'^{**}+(4b''^{*}+4b''^{**}))]$, cf. MILLER, 1926, pl. VII, fig. 79, et F. G. REES, 1932, pl. XIV, fig. 36.

Forme immature de *Cercaria Cotyluri cornuti* (Rud.) [syn. *Cercaria A* Szid., *Cercaria Strigeae tardae* (Steenstr.)], de *Cercaria Cotyluri flabelliformis* (Faust) [syn. *Cercaria douglasi* Cort] et de *Cercaria dubia* Wisniewski (d'après CORT, MATHIAS, HARPER, WESENBERG-LUND et WISNIEWSKI:

$2[(1a+1b+2)+(3+4a+(4b'+4b''))]$

Forme mature de *Cercaria Cotyluri cornuti* (Rud.) [syn. *Cercaria A* Szid.], de *Cercaria Cotyluri flabelliformis* (Faust) [syn. *Cercaria douglasi* Cort], de *Cercaria sanjuanensis* Miller et de *Cercaria helvetica* XXXIV Dub. (d'après MILLER, CORT et BROOKS, DUBOIS):

$2[(1a+1b+2a+2b)+(3a+3b+4a'+4a''+(4b'+4b''))]$

On constatera : 1° que cette dernière formule dérive de la précédente par subdivision des protonéphridies n°s 4a, 3 et 2 (cf. SEWELL, 1930, p. 379); 2° que la forme immature des cercaires de *Cotylurus* Szid. a un système excréteur construit sur le même plan que celui de *Diplostomum flexicaudum* (Cort et Brooks).

SEWELL (op. cit., p. 370) avait déjà noté une semblable analogie, en l'étendant aux deux groupes entiers, holostomien (série « *Strigea* ») et diplostomien (série « *Proalaria* »), de furcocercaires strigéidiennes, qui s'opposent par la présence ou l'absence d'une ou de deux commissures préacétabulaire ou postacétabulaire, reliant les canaux excréteurs latéraux. Sans émettre de doutes sur les relations étroites de ces séries, il retraçait l'évolution probable du système excréteur des formes qu'elles incluent et concluait à l'identité de leur ligne évolutive principale. C'est ainsi qu'en comparant la direction verticale et la 4me ligne horizontale de chacune des planches IX et X de son ouvrage, on constate l'exacte superposition des schémas respectifs, figurant, dans les deux cas, une même progression régulière, résultant de dédoublements successifs des protonéphridies dans l'ordre : n°s 4, 1 4b, 4a, 3 et 2. Celui de *Cercaria douglasi* Cort, larve de *Cotylurus flabelliformis* (Faust), à 14 protonéphridies, coïncide avec celui de *Cercaria emarginatae* Cort (avantageusement remplacée par la forme larvaire d'*Alaria mustelae* Bosma, 1934, pl. VIII, fig. 5). Le schéma suivant, à 16 protonéphridies, non représenté dans la série « *Strigea* », correspond à celui de *Diplostomum flexicaudum* (Cort et Brooks) dans la série « *Proalaria* ». Celui de *Cercaria douglasi* Cort (forme mature, à 20 protonéphridies), convenant aussi à la larve de *Cotylurus cornutus* (Rud.), et celui de *Cercaria longifurca* Cort et Brooks, valable encore pour le stade libre de *Posthodiplostomum minimum* (McCal.), se rapportent également.

Ainsi, dans les deux genres-types, *Diplostomum* Nordm. et *Cotylurus* Szid., le système excréteur de la cercaire évolue semblablement, se compliquant suivant la même progression. Dans le premier cas, le nombre des protonéphridies se limite à 16; dans le

second, il passe, sans transition jusqu'ici reconnue, de 14 (stade immature) à 20 (maturité). Il semble donc y avoir, chez les *Cotylurini*, une accélération embryogénique, justiciable de la solution de continuité (stages « inconnus » à 16 et 18 flammes vibratiles), qui existe sur la ligne allant de la forme immature à la forme achevée de *Cercaria douglasi* (cf. SEWELL, op. cit., pl. IX).

Cette tachygénèse conditionne une métamorphose holométabolique plus profonde, dont le terme est la larve *Tetracotyle*. Elle

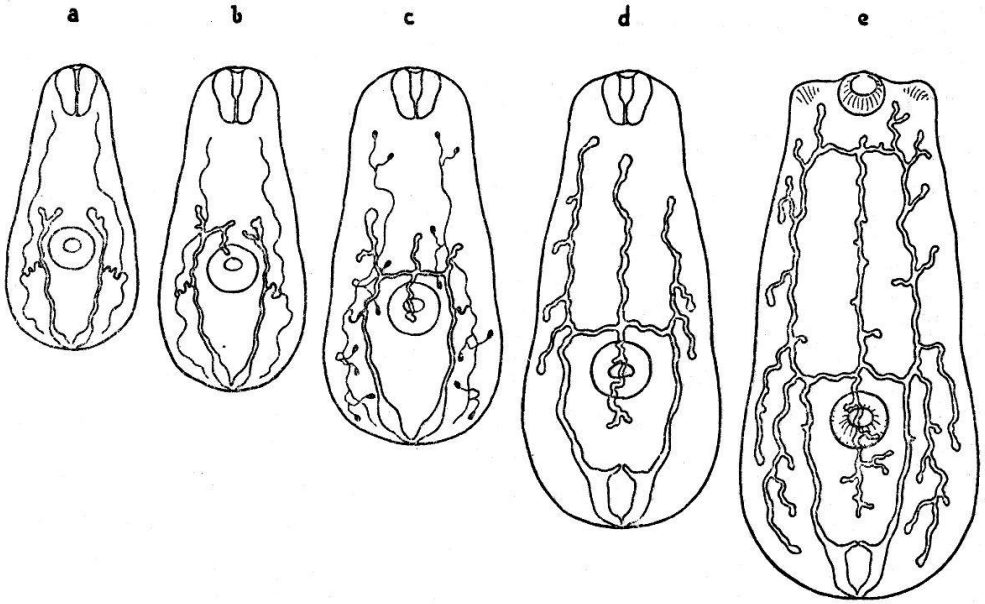


Fig. 1. *Diplostomum micradenum* (Cort et Brackett).
Métacercaires immatures montrant le développement du système excréteur [d'après OLIVIER, 1940 b, pl. I, fig. 2-6].

a) Larve de 4 jours.
b) » 5 »
c) » 6 »
d) Larve de 8 jours.
e) » 8 » (qui s'est développée plus rapidement que la précédente).

semble d'autant plus grande que l'évolution est plus avancée (comparer le cas de *Cercaria fissicauda* La Val. à celui de *Cercaria douglasi*, loc. cit.; 3me et 4me lignes) et que l'appareil acquiert, dans l'économie de l'adulte, une prépondérance plus marquée (comparer les structures du système excréteur des *Spirorchidae* et des *Strigeida*, cf. p. 69, chiffre 9). Elle se manifeste non seulement par une augmentation plus ou moins rapide du nombre des protonéphridies, mais aussi par l'établissement précoce d'une ou de deux commissures, voisines de la ventouse ventrale, et de nombreuses anastomoses secondaires, qui transforment l'appareil relativement simple de la cercaire en un réseau excréteur complexe. Mais, tandis que les commissures préacétabulaire ou postacétabulaire sont déjà observables chez les cercaires de *Cotylurini* (*Cercaria A* Szid., *Cercaria douglasi* Cort, *Cercaria burti* Miller = larve d'*Apatemon gracilis* (Rud.)), elles ne s'établissent, chez

les *Diplostomini*, qu'au stade métacercaire, en même temps que les troncs principaux du système excréteur se ramifient et s'anastomosent (cf. Bosma, 1934, p. 153, fig. 12-18; Wallace, 1939, p. 55, fig. 9; Olivier et Cort, 1942, p. 78, fig. 2-3). Olivier (1940b, p. 463) constatait le même fait en comparant l'ontogénèse de *Diplostomum micradenum* (Cort et Brackett) à celle d'*Apharyngostrigea pipien-*

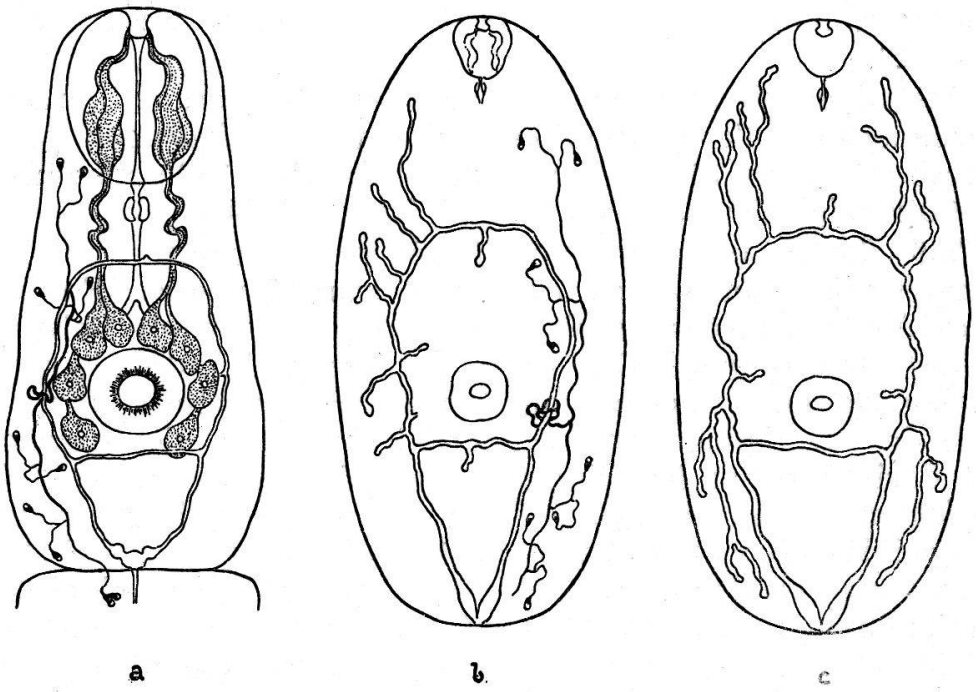


Fig. 2. *Apharyngostrigea pipientis* (Faust).

a) Cercaire [d'après Olivier, 1940b, pl. II, fig. 18].
b) Métacercaire immature, de 6 jours [op. cit , pl. II, fig. 21].
c) Métacercaire immature, de 5 jours, dont le développement du système excréteur est plus avancé que chez la précédente (effet probable de la température plus élevée) [op. cit., pl. II, fig. 22].

tis (Faust) et admettait aussi que « la présence ou l'absence de commissures transversales indique simplement des différences dans le degré de développement de leurs systèmes excréteurs respectifs ».

Il ressort nettement de ces données que les divers genres de *Cotylurini* et de *Strigeini* représentent des formes plus évoluées que les *Diplostomini*, puisque, chez les premiers, le processus d'anastomose débute déjà dans la cercaire, tandis que, pour ces derniers, il ne se réalise que dans la métacercaire.

Si l'on tient compte de l'ancienneté des formes « hémistomes » (cf. p. 68, chiffre 1), des modifications dont paraissent susceptibles le segment antérieur et l'organe tribocytique (chiffre 4), de la propension au retrait graduel des follicules vitellogènes dans le segment postérieur du corps (cf. p. 70, chiffre 1), enfin du fait que le système excréteur tend à se compliquer progressivement

(cf. p. 69, chiffre 9 et ci-dessus), on admettra la vraisemblance d'une dérivation des *Cotylurini* à partir de la souche diplostomienne, adaptée typiquement aux Oiseaux nageurs et aux Charadriiformes [52]. D'ailleurs, des considérations sur la spécificité parasitaire nous avaient amené non seulement à soutenir une telle hypothèse (cf. p. 24 et 26), mais encore à envisager une semblable dérivation pour les *Strigeini*, à partir de la souche néodiplostomienne, tributaire des Rapaces et des Ardéiformes (cf. p. 20 et 30, chiffre 2).

Ainsi donc, deux évolutions parallèles se seraient produites, déterminées par l'adaptation de la plupart des *Diplostomini* à deux groupes d'Oiseaux éthologiquement différents, et aboutissant l'une aux *Cotylurini*, l'autre aux *Strigeini* (cf. p. 33-34).

Cette double évolution est attestée par le retrait graduel des follicules vitellogènes chez les formes transitionnelles. En partant des espèces supposées les plus anciennes, parasites de Colymbidés (*Diplostomum colymbi* (Dub.) et *D. gavium* (Gub.), dont le segment antérieur, toujours plus long que le postérieur, renferme la majeure partie de ces glandes, on jalonnera les phylums de la première série dérivative par les Diplostomes de Mergidés (*D. mergi* Dub., *D. orientale* Yamag. et *D. parviventosum* Dub.), puis par ceux des Charadriidés (*D. vanelli* Yamag.) et des Laridés (*D. baeri* Dub. et *D. commutatum* (Dies.), *D. huronense* (La Rue), *D. flexicaudum* (Cort et Brooks), *D. indistinctum* (Gub.) et *D. spathaceum* (Rud.)), dont le segment postérieur, dans lequel s'accumulent de plus en plus les follicules, est d'abord subégal, puis nettement plus long que l'antérieur. Par divergence, on passera d'une part aux *Crassiphialini* du groupe « Charadriicolae » (genre-type : *Pulvinifer* Yamag., cf. p. 35), par la forme transitionnelle d'*Allodiplostomum* Yamag. [dont la glande vitellogène en retraite réside encore dans le lobe postéro-médian de l'organe tribocytique], d'autre part aux *Cotylurini* par les deux précurseurs, *Cotylurus hebraicus* Dub., parasite de Rallidés [qui montre quelques rares follicules disséminés dans le segment antérieur, jusqu'au niveau de la ventouse ventrale] et *Cotylurus erraticus* (Rud.), parasite de Colymbidés [à glande vitellogène pénétrant encore plus ou moins dans la base de ce segment]. Les autres représentants du genre-type, qui sont inféodés aux *Anseres*, *Lari*, *Alcae*, *Ralli*, *Charadrii*, *Podicipedes* et *Steganopodes* — sans compter les hôtes accidentels (*Galli*,

[52] Les ordres d'Oiseaux parasités par les genres *Diplostomum* et *Cotylurus* sont les mêmes (les chiffres indiquent le nombre d'espèces hébergées) :

	Diplostomum	*Cotylurus*		*Diplostomum*	*Cotylurus*
ANSERES	5	5	PODICIPEDES	—	1
LARI	6	4	RALLI	—	3
CHARADRII	1	1	STEGANOPODES	1	1
ALCAE	1	2	ACCIPITRES	2	1
COLYMBI	2	3	STRIGES	1	—

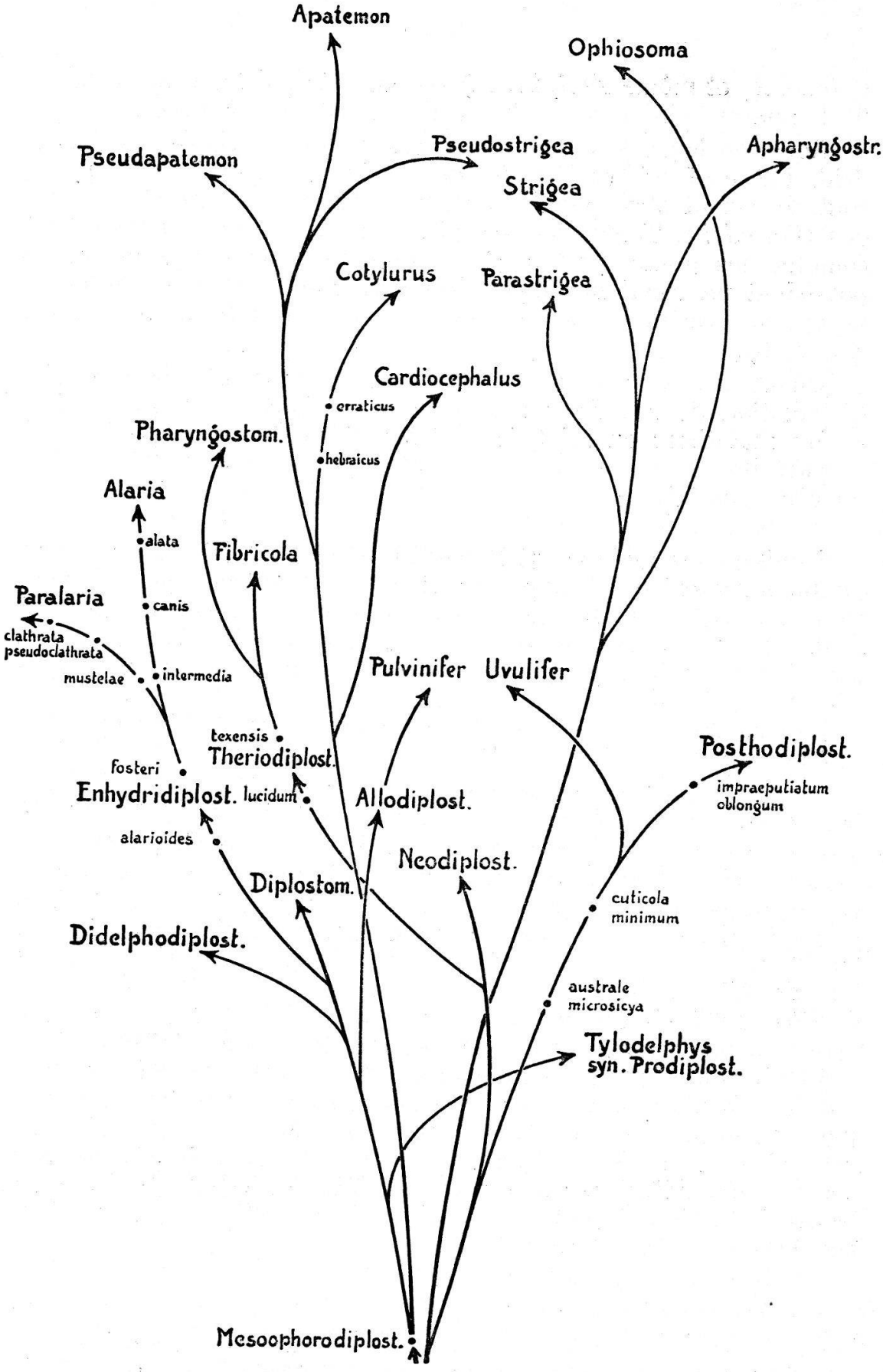


Diagramme 3 montrant les rapports phylétiques probables entre divers groupes et genres de *Strigeida*. Le schéma de classification, dans son état actuel, procède en quelque sorte du tronçonnement de l'arbre phylogénétique, d'un découpage pratiqué dans sa ramure, délimitant les domaines sous-familiaux des *Diplostominae*, des *Strigeinae* et des *Alariinae*.

Columbae, et même *Accipitres* !) — ont effectué le retrait complet de l'appareil génital au delà du niveau intersegmentaire.

Nous considérons comme plus évolués les deux genres *Apatemon* Szid. (12 espèces) et *Pseudapatemon* Dub. (3 espèces), qui, au contraire, sont strictement spécifiques (l'un des *Anseres*, l'autre des *Charadrii*). Toutes leurs espèces ont aussi effectué le retrait complet des glandes vitellogènes dans le segment postérieur et possèdent un canal hermaphrodite traversant un cône génital — organe protractile faisant défaut au genre *Cotylurus* (cf. p. 68, chiffre 6).

Quant au genre *Pseudostrigea* Yamag., on peut admettre que l'adaptation de ses deux espèces aux *Accipitres* soit liée à une légère mutation : en effet, le seul caractère structural distinguant ce parasite déserteur du genre *Apatemon* Szid. est la délimitation du cône génital.

Envisageons maintenant la souche néodiplostomienne, liée aux phylums raptorien, hérodien et strigien. Nous y trouvons, sur deux rameaux divergents, les genres souvent confondus *Neodiplostomum* Rail. et *Posthodiplostomum* Dub., constituant le groupe I des parasites primaires (cf. p. 49); les espèces du premier sont inféodées typiquement aux Rapaces (cf. p. 29 et 30, tabl. 4), celles du second sont en grande majorité tributaires des Ardéiformes (cf. p. 31).

On ne connaît actuellement que le cycle vital d'une de ces dernières, celui de *Posthodiplostomum minimum* (McCal.), révélé par les travaux de Ferguson (1936, 1937) et de G. W. Hunter (1936). Cette découverte permet de considérer les trois furcocercaires du groupe « *Rhabdocaeca* » (cf. Miller, 1926, p. 72-73), *Cercaria rhabdocaeca* Faust, 1919, *Cercaria multicellulata* Miller, 1923, = *Cercaria Posthodiplostomi minimi* (McCal.), *Cercaria hamata* Miller, 1923 — auxquelles s'ajoute *Cercaria flexicorpa* Collins, 1935 — comme des larves de *Posthodiplostomum*. Ces cercaires sont caractérisées par leur intestin rudimentaire, du type « rhabdocoele », par la possession de trois paires de cellules glandulaires de pénétration, localisées dans la seconde moitié du corps, par l'absence de la ventouse ventrale, remplacée par un amas cellulaire, et par le système excréteur à 20 protonéphridies, sans commissure, défini par la formule : $2[(1a+1b+2a+2b)+(3a+3b+4a'+4a''+(4b'+4b''))]$ (d'après Miller, 1926, pl. I, fig. 1)[53].

[53] Le schéma original du système excréteur de *Cercaria rhabdocaeca* Faust (1919, p. 330, fig. 9) ne semble pas conforme à la réalité en ce qui concerne le tracé du tronc latéral (non bifurqué en canal antérieur et canal postérieur) et, par conséquent, les connexions des flammes vibratiles, exprimées par la formule : $2[(1a'+1a''+1b'+1b''+2a+2b+3a+3b)+(4a+4b))]$. Aussi Sewell (1930, p. 377-379 et pl. XI) dut-il attribuer cette espèce à un groupe à part, n'y incluant d'ailleurs que les quatre furcocer-

De ce groupe se rapprochent deux formes décrites par CORT et BROOKS (1928), *Cercaria bessiae*, larve d'*Uvulifer ambloplitis* (Hughes), et *Cercaria physae*. Toutes deux sont morphologiquement très semblables aux précédentes; la première, dont le système excréteur a été étudié, en diffère cependant par le nombre, sinon par l'agencement des protonéphridies (voir plus loin). Il serait donc indiqué de les rattacher au groupe « *Rhabdocaeca* », si la suite de leur ontogénèse n'accusait pas d'autres divergences. Tel n'est pas le cas, puisque *Cercaria multicellulata* est la larve d'un *Diplostomini* (*Posthodiplostomum minimum*), tandis que *Cercaria bessiae* est impliquée dans le cycle d'un *Crassiphialini* (*Uvulifer ambloplitis*). L'une et l'autre, cependant, pénètrent dans des poissons et se trouvent même hébergées par des hôtes communs : *Ambloplitis rupestris* (Raf.), *Micropterus dolomieu* Lacép. et *Eupomotis gibbosus* (L.). Toutefois, leur habitat est différent : la première se localise dans le foie, les reins, la rate, le mésentère, la cavité péricardique; la seconde s'enkyste dans les myotomes, sous les écailles, souvent aussi à la base des nageoires, autour de l'œil et dans la bouche. Celle-ci devient la métacercaire décrite par HUGHES sous le nom de *Neascus ambloplitis*; celle-là évolue en *Posthodiplostomum minimum* (McCal.) Dub. [syn. *Neascus vancleavei* (Agersborg) Hughes].

Ainsi donc, concordant tout d'abord, les cycles de ces deux espèces divergent peu à peu. De la grande ressemblance des formes larvaires et de la dissemblance des adultes, on peut présumer une dérivation du genre *Uvulifer* Yamag. à partir de *Posthodiplostomum* Dub. Ce dernier renferme, en effet, une série d'espèces bien caractérisées, à travers laquelle on constate un retrait progressif de la limite antérieure des glandes vitellogènes : *P. microsicya* Dub. et *P. australe* Dub., dont les follicules s'avancent bien au delà de la ventouse ventrale; *P. cuticola* (Nordm.) et *P. minimum* (McCal.), chez lesquels ils ne dépassent guère le milieu ou le bord antérieur de l'acetabulum; enfin, *P. oblongum* Dub. et *P. impraeputiatum* Dub., où ils se retirent jusqu'à mi-distance entre la ventouse et l'organe tribocytique, sinon jusqu'au niveau du bord antérieur de celui-ci. Ces deux dernières espèces représenteraient assez bien les termes de passage aux *Crassiphialini* du groupe « Alcyonicolae » (cf. p. 34), notamment au genre *Uvulifer* Yamag.

D'après l'interprétation de SEWELL (1930), l'idée d'une telle dérivation devait impliquer celle d'une évolution des systèmes

caires décrites par FAUST (op. cit.) et chez lesquelles l'ordre de division des protonéphridies serait entièrement différent de celui des séries « *Strigea* » et « *Proalaria* ».

Le caractère d'exception et l'étrangeté de ces données autorisent à faire toutes réserves sur l'exactitude des observations. C'est pourquoi CORT et BROOKS (1928, p. 206) présumèrent l'identité de *Cercaria rhabdocaeca* et de *Cercaria hamata*, puisque les matériaux ayant servi à la description de ces deux espèces provenaient l'un comme l'autre de *Planorbis trivolvis* Say, recueillies dans le même fossé de drainage, près d'Urbana, Illinois.

excréteurs larvaires suivant un même processus et une direction commune. Cet auteur, en se référant à l'étude de Cort et Brooks (1928), inclinait à représenter la topographie de ce système chez *Cercaria bessiae* par la formule: 2[(1a + 1b + 2) + (3 + 4a + 4b' + (4b"* + 4b"**))], assignant ainsi à cette espèce une place dans une lignée évolutive séparée, partant de la condition réalisée chez *Cercaria indica I* (par suite d'une double migration des protonéphridies 4a et 4b' dans le corps — cf. op. cit., p. 377)[54].

Considérant l'aveu de difficultés dans l'observation des canalicules protonéphridiens (cf. Cort et Brooks, 1928, p. 206) et le fait que ceux des 5me et 6me flammes vibratiles semblent bien confluer (cf. op. cit., pl. xxvii, fig. 1), nous inclinons à caractériser *Cercaria bessiae* par la formule déjà utilisée pour la larve de *Diplostomum flexicaudum* (cf. p. 78): 2[(1a + 1b + 2) + (3 + 4a' + 4a" + (4b' + 4b"))], l'ordre de subdivision des protonéphridies redevenant dès lors celui qu'indique Sewell (op. cit., p. 379): nos 4, 1, 4b, 4a, 3 et 2. Si cette manière de voir se révèle conforme à la réalité, elle justifierait l'idée d'une parenté entre *Cercaria bessiae* et *Cercaria multicellulata*, fondée non seulement sur une grande analogie morphologique, mais encore sur la similitude d'évolution de leurs systèmes excréteurs : en effet, celui de la seconde dériverait de la condition réalisée chez la première par subdivision des flammes vibratiles nos 3 et 2, et se représenterait par la formule: 2[(1a + 1b + 2a + 2b) + (3a + 3b + 4a' + 4a" + (4b' + 4b"))], formule qui définissait également le système protonéphridien parachevé des cercaires du genre *Cotylurus* Szid. (cf. p. 79). Elle attesterait aussi la commune origine des genres *Uvulifer* et *Posthodiplostomum*, leur position en dérivation sur un même rameau phylogénétique, ainsi que l'uniformité du processus évolutif dans les deux souches diplostomienne et néodiplostomienne des Strigéidés parasites de Vertébrés homéothermes.

La connaissance des cycles vitaux d'*Alaria alata* (Goeze) [cf. Ruszkowski, 1922], d'*Alaria mustelae* Bosma [cf. Bosma, 1931, 1934], d'*Alaria intermedia* (Olivier et Odlaug) [cf. Odlaug, 1940], de *Fibricola cratera* (Barker et Noll) [cf. Cuckler, 1940a], de *Pharyngostomum cordatum* (Dies.) [cf. Wallace, 1939] et de *Theriodiplostomum texensis* (Chandler) mihi [cf. Chandler, 1942] permet de préciser les rapports phylétiques de ces divers Diplostomidés de Mammifères.

On a vu (p. 39) que les *Alariinae* constituaient deux groupes

[54] *Cercaria indica I* Sewell est le seul représentant du groupe « *Pahila* » (Sewell, 1922, p. 267), caractérisé par un long et large œsophage, se divisant en deux très courts caeca au-devant de la ventouse ventrale, par l'existence de quatre cellules glandulaires de pénétration préacétabulaires et par un système excréteur représenté par la formule : 2[(1a+1b+2) + (3+4a+(4b))] = 12 protonéphridies — n'ayant donc qu'une paire de flammes vibratiles dans le tronc caudal.

nettement définis par différents caractères (embryologique, morphologique et anatomique):

1° le groupe « *Alaria* » réunit les formes adultes munies de pseudo-ventouses ou d'auricules; les cercaires, qui ont deux paires de cellules glandulaires de pénétration au niveau de la ventouse ventrale et quatre protonéphridies dans le tronc caudal, évoluent en mésocercaires; le cycle vital requiert normalement le concours de quatre hôtes [55];

2° le groupe « *Fibricola-Pharyngostomum* » associe les formes adultes dépourvues de pseudo-ventouses; les cercaires, qui possèdent deux paires de cellules glandulaires de pénétration préacétabulaires et seulement deux protonéphridies dans le tronc caudal, évoluent directement en métacercaires; le cycle vital se réalise sur trois hôtes. La larve de *Theriodiplostomum* (syn. *Neodiplostomum*) *lucidum* (La Rue et Bosma) présente ces caractères anatomiques (cf. West, 1935, p. 17).

Ainsi se dessinent deux phylums, vraisemblablement issus l'un de la souche diplostomienne et jalonné par des formes munies de pseudo-ventouses ou d'auricules (phylum alarien), l'autre de la souche néodiplostomienne et reliant les formes dépourvues de ces organes (phylum fibricolien). Leur origine semble clairement attestée par l'existence de formes transitionnelles. En effet, deux de celles-ci ont été jusqu'ici attribuées au genre *Diplostomum* Nordm.: ce sont *D. alarioides* Dub., de *Lutra brasiliensis* Zimm. [dont l'organe tribocytique, déjà elliptique, recouvre souvent la ventouse ventrale et dont les follicules vitellogènes, raréfiés dans le segment postérieur, s'y étendent encore jusqu'au-devant de la bourse copulatrice] et *D. fosteri* McIntosh, de *Lutra repanda* Goldman [à organe tribocytique grand et elliptique, refoulant l'acetabulum jusqu'à la bifurcation intestinale, et dont les derniers follicules ont progressé jusqu'au niveau du bord antérieur du premier testicule]. A la suite de ces deux formes transitionnelles, que nous attribuons au nouveau genre *Enhydridiplostomum* (cf. p. 12 et 27) — ainsi nommé en raison de leur adaptation à des Loutres — se placent successivement [56] *Alaria mustelae* Bosma ou *Alaria*

[55] Cuckler (1940 b, p. 36) vient de démontrer expérimentalement que trois hôtes peuvent suffire à la réalisation du cycle d'une *Alaria* sp., car l'hôte mammalien de transport n'est pas indispensable. Ce cas d'exception concerne une tentative d'infestation de l'hôte définitif (le Chat) par des mésocercaires prélevées sur des muscles de grenouilles. Ces larves effectuent une migration active de l'intestin dans la cavité du corps; quelques-unes pénètrent dans les muscles intercostaux et s'y développent en métacercaires enkystées; d'autres, plus nombreuses, franchissent le diaphragme, pénètrent dans les poumons où elles se transforment en « diplostomula » non enkystées. Abandonnant les alvéoles, ces larves remontent les bronches et la trachée, et, parvenues dans la bouche, sont avalées et se retrouvent dans l'intestin, où elles atteignent leur maturité sexuelle.

L'auteur constate, par contre, que les mésocercaires ingérées par des rats ou des souris évoluent normalement en métacercaires enkystées.

[56] D'après la situation de la ventouse ventrale progressivement refoulée par l'allongement de l'organe tribocytique.

freundi Sprehn, toutes deux de *Lutreola vison* Briss. [acetabulum situé entre les $^{33-41}/_{100}$ de la longueur du segment antérieur], puis *Alaria pseudoclathrata* (Krause) [$^{21-25}/_{100}$], enfin *Alaria clathrata* (Dies.) [$^{12-17}/_{100}$], toutes deux de *Lutra brasiliensis* Zimm. On remarquera que ces quatre espèces américaines appartiennent au sous-genre *Paralaria* Krause et qu'elles sont typiquement adaptées aux Mustélidés. Ainsi, la lignée alarienne est-elle continue et jalonnée, dès l'origine, par des parasites à spécificité nettement accusée.

Les formes transitionnelles du phylum fibricolien sont aussi au nombre de deux : ce sont *Neodiplostomum lucidum* La Rue et Bosma et *Fibricola texensis* Chandler, très semblables entre elles (cf. p. 37) et pour lesquelles nous créons le nouveau genre *Theriodiplostomum* (cf. p. 11 et 32). Leurs deux attributions originelles et le débat ouvert par Chandler (cf. p. 37-38) ne sauraient mieux confirmer leur rôle d'intermédiaires dans cette lignée issue de souche néodiplostomienne et aboutissant, par suite d'une raréfaction progressive des follicules vitellogènes dans le segment postérieur, au genre *Fibricola* Dub. (cf. p. 37) : les trois espèces actuellement connues, *F. cratera* (Barker et Noll), *F. laruei* Miller et *F. minor* Dub., ont les glandes vitellogènes confinées dans le premier segment (à part quelques rares follicules débordant encore la ligne intersegmentaire, chez les deux premières espèces du moins). Ces parasites sont hébergés par des Mustélidés, des Procyonidés et des Muridés [57]; seul, *Theriodiplostomum lucidum* est inféodé aux Didelphyidés.

Concernant leur cycle vital, on notera la différence suivante : la cercaire de *Theriodiplostomum texensis* (Chandler) se développe en métacercaire non enkystée dans la cavité du corps de têtards; elle peut être transférée à plusieurs autres vertébrés à sang froid, sans changements morphologiques, ni enkystement. Au contraire, les cercaires de *Fibricola cratera* (Barker et Noll) et de *Pharyngostomum cordatum* (Dies.) évoluent en métacercaires encapsulées dans les muscles, dès la fin de la métamorphose qui débute le plus souvent dans le coelome; elles sont également susceptibles de transferts sans modifications structurales, passant de l'hôte intermédiaire normal (têtard ou grenouille) dans un hôte d'attente ou d'accumulation (généralement un serpent), où elles se réenkystent dans la musculature. Cette possibilité de réencapsulement, qui paraît générale chez les Helminthes (cf. Joyeux et Baer, 1934, p. 9 et suivantes), implique donc l'intervention occasionnelle d'un ou de plusieurs hôtes surnuméraires, chez lesquels séjournent ou s'accumulent les formes larvaires, dans l'attente de l'hôte définitif normal. Ce mécanisme biologique, selon ces auteurs (op. cit., p. 22), serait devenu indispensable pour mener à bien la métamorphose

[57] Odlaug (1940, p. 505) constate, à la suite d'expériences à résultat négatif, que les rats qui peuvent servir d'hôtes finaux pour le genre *Fibricola* ne sont pas appropriés à *Alaria intermedia*.

des espèces plus évoluées du phylum alarien, à stade mésocercaire intercalé : *Alaria mustelae* Bosma et *Alaria intermedia* (Olivier et Odlaug).

A propos des cycles vitaux, on notera encore que les cercaires d'*Alaria* proviennent de mollusques des genres *Planorbis* Guettard (*A. alata*) et *Planorbula* Haldeman (*A. mustelae* et *A. intermedia* [58]), tandis que celles des genres *Theriodiplostomum* et *Fibricola* ont toutes comme hôtes diverses espèces de *Physa* Drap. Les cercaires de *Pharyngostomum cordatum* (Dies.) sont hébergées par *Segmentina calathus* Benson.

Mais c'est par l'étude de l'appareil excréteur, qui, selon SEWELL (1930, p. 361), est le plus important pour la détermination correcte de la position systématique des espèces dans les séries évolutives, que nous obtiendrons confirmation des relations établies jusqu'ici entre les Diplostomidés de Mammifères par l'examen de leurs caractères morphologiques et biologiques.

Voici d'abord les schémas de constitution du système excréteur de leurs larves :

Cercaria Pharyngostomi cordati (Dies.) [d'après WALLACE, 1939, pl. I, fig. 4] :

$2[(1+2)+(3+4a+(4b))]=10$

Cercaria Fibricolae craterae (Barker et Noll) [d'après CUCKLER, 1940a, p. 32] :

$2[(1+2)+(3+4a+4b'+(4b''))]=12$

Cercaria Theriodiplostomi texensis (Chandler) [d'après CHANDLER, 1942, pl. I, fig. 9] :

$2[(1a+1b+2)+(3+4a+(4b))]=12$

Cercaria Theriodiplostomi lucidi (La Rue et Bosma) [d'après WEST, 1935, pl. III, fig. 1] :

$2[(1a+1b+2)+(3a+3b+4a'+4a''+4b'+(4b''))]=18$

Cercaria Alariae mustelae Bosma [d'après BOSMA, 1934, pl. VIII, fig. 5] :

$2[(1a+1b+2)+(3+4a+(4b'+4b''))]=14$

Cercaria Alariae intermediae (Olivier et Odlaug) [d'après ODLAUG, 1940, pl. I, fig. 3] :

$2[(1a'+1a''+1b'+1b''+2a+2b)+(3a+3b+4a'+4a''+(4b'+4b''))]=24$

ou $2[(2+2+2)+(2+2+(2))]=10$ groupes dimères dans le corps [59].

[58] ODLAUG (1940, p. 494) obtint aussi la cercaire d'*Alaria intermedia* par infestation expérimentale d'*Helisoma trivolvis* Say.

[59] Cette formule se rapporte aussi à *Cercaria marcianae* La Rue.

Mesocercaria Alariae mustelae Bosma [d'après Bosma, 1934, pl. viii, fig. 4]:

$2[(3+3+3)+(3+3)] = 30 = 10$ groupes trimères.

Mesocercaria Alariae intermediae (Olivier et Odlaug) [d'après les auteurs, 1938, fig. 1, p. 371]:

$2[(2\times4+2\times4+2\times4)+(2\times4+2\times4)] = 80 = 10$ paires de groupes tétramères.

Mesocercaria marcianae (La Rue) [d'après Cort, 1918, fig. 2, p. 132]:

$2[(2\times6+2\times6+2\times6)+(2\times6+2\times6)] = 120 = 10$ paires de groupes hexamères.

Si l'on se reporte à la planche x de Sewell (op. cit.) et qu'on y situe les exemples empruntés à notre groupe de parasites, on constatera que la 4me ligne correspond au phylum alarien, tandis que sur la 3me (modifiée) et la 2me se placent les représentants du phylum fibricolien — la distinction, avons-nous vu, étant établie sur le nombre différent de protonéphridies dans le tronc caudal.

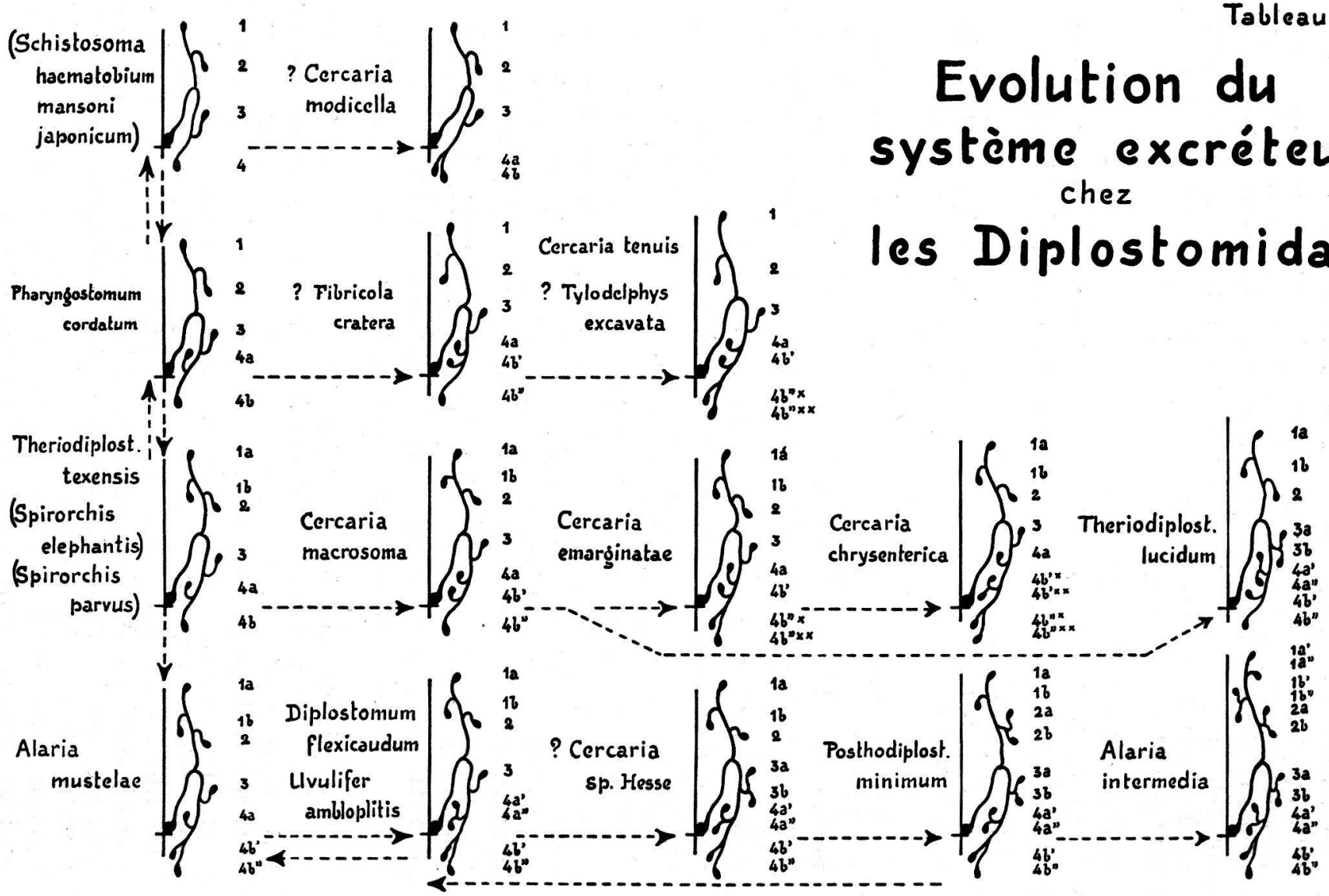
L'ordre de division des flammes vibratiles restant celui qu'indique Sewell (1930, p. 379) pour les séries « *Strigea* » et « *Proalaria* », à savoir : nos 4, 1, 4b, 4a, 3, 2, 1b et 1a, on verrait dériver du prototype (figurant à la première ligne et réalisé par les Schistosomes), ensuite du scindement de la flamme n° 4, la formule relative à *Pharyngostomum cordatum*; à partir d'elle se succéderaient verticalement les esquisses de *Theriodiplostomum texensis* (par division de la flamme n° 1) et d'*Alaria mustelae* (par division de la flamme n° 4b). De cette dernière, on tirerait enfin, par scissions simultanées ou très rapprochées des protonéphridies nos 4a, 3 et 2, le schéma convenant à *Alaria intermedia* (ce qui pourrait impliquer une tachygénèse comparable à celle que nous avons reconnue chez les *Cotylurini* (cf. p. 80).

La dérivation théorique dans le phylum fibricolien aurait également lieu à partir de la formule de *Pharyngostomum cordatum*, d'une part horizontalement, suivant la 2me ligne, pour *Fibricola cratera*, par division de la flamme n° 4b; d'autre part verticalement, par dédoublement de la flamme n° 1 (stade *texensis*), puis horizontalement, suivant la 3me ligne modifiée, par scission des flammes nos 4b, 4a et 3, pour *Theriodiplostomum lucidum*.

Mais ce mode de dérivation, déduit d'une complication progressive du système excréteur, ne paraît pas compatible avec notre interprétation de la descendance des *Alariinae* à partir des souches diplostomienne et néodiplostomienne, interprétation dont la vraisemblance découle de l'analogie frappante existant entre les cercaires de *Cotylurus* Szid. (type *douglasi* Cort) et celles d'*Alaria* Schrank (type *marcianae* La Rue) [cf. Cort et Brooks, 1928,

Tableau 14

Evolution du système excréteur chez les Diplostomidae



pl. XXVI, p. 217]. En effet, les larves de ces deux genres très évolués ont les mêmes caractères morphologiques : elles possèdent notamment deux paires de cellules glandulaires de pénétration préacétabulaires et leur similitude s'affirme jusque dans la spinescence (à l'exception de l'aire circumorale). Toutefois, elles se distinguent par leur mode d'évolution (la première se transformant en *Tetracotyle*, la seconde en mésocercaire) et par la structure de leur système excréteur :

Cercaria Cotyluri :

$$2[(1a + 1b + 2a + 2b) + (3a + 3b + 4a' + 4a'' + (4b' + 4b''))]$$
$= 20$ protonéphridies, avec commissure préacétabulaire;

Cercaria Alariae :

$$2[(1a' + 1a'' + 1b' + 1b'' + 2a + 2b) + (3a + 3b + 4a' + 4a'' + (4b' + 4b''))] = 24$$ protonéphridies, sans commissure.

En fait, le modèle de ces deux systèmes est le même, le second ne différant du premier que par le dédoublement des protonéphridies n°s 1b et 1a, déterminé vraisemblablement par la tendance à l'allongement futur du segment antérieur de l'adulte. Quant aux liaisons commissurales, les observations de BOSMA (1934, p. 141-146 et pl. X, fig. 12-19) ont montré que le processus d'anastomose, dans l'embryogénie d'*Alaria mustelae*, ne se déclenche qu'au stade métacercaire, tandis que, chez les *Cotylurini*, la première commissure est déjà établie chez la cercaire.

Si donc, conséquemment à l'hypothèse émise au sujet de l'ascendance des *Strigeida* (cf. p. 59 et suivantes), on admet, pour les souches diplostomienne et néodiplostomienne, un état structural du système excréteur larvaire semblable à celui des cercaires de Spirorchidés et représenté par le schéma du 3me terme vertical, commun aux séries « *Strigea* » et « *Proalaria* » de SEWELL, à savoir: $2[(1a + 1b + 2) + (3 + 4a + (4b))]$ (cf. WALL, 1941 a, pl. I, fig. 10, et 1941 b, fig. 6), c'est qu'on aura implicitement reconnu en ce terme la position du prototype et l'origine des divers embranchements.

A partir de ce schéma, et en descendant au plan inférieur (4me ligne des tableaux de SEWELL), on suivra les diverses évolutions progressives des genres *Diplostomum*, *Cotylurus* et *Alaria*, jalonnées par des aspects de plus en plus complexes du système excréteur de leurs larves (ceux-ci s'y trouvant ramenés sur un même alignement, puisqu'on ne considère ici que le processus uniforme du dédoublement des protonéphridies suivant un ordre quasi immuable). On remarquera aussi la faible progression effectuée par *Alaria (Paralaria) mustelae* (14 protonéphridies chez la cercaire, 30 chez la mésocercaire (cf. p. 89 et 90) et l'évolution beaucoup plus avancée d'*Alaria (Alaria) intermedia* (24 protonéphridies chez la cercaire, 80 chez la mésocercaire).

D'autre part, en remontant au plan supérieur (2me ligne des tableaux de SEWELL), on ira, au contraire, dans le sens de l'évolution régressive, subie par les espèces du phylum fibricolien : *Theriodiplostomum lucidum* (18 protonéphridies), *T. texensis* (12 protonéphridies), *Fibricola cratera* (12 protonéphridies) et *Pharyngostomum cordatum* (10 protonéphridies).

Un cas similaire, relatif aux Diplostomes d'Oiseaux, concerne le genre *Uvulifer* Yamag., dérivé de *Posthodiplostomum* Dub. et plus évolué que celui-ci, puisque les glandes vitellogènes ont achevé leur migration dans le segment postérieur (cf. p. 84-86) : *Cercaria bessiae* Cort et Brooks et *Cercaria multicellulata* Miller).

Il est possible que de tels renversements de sens, dans l'évolution d'un système, résultent de phénomènes d'hétérochronie; cependant, il nous paraît douteux qu'on en puisse juger simplement, dans tous les cas, d'après le nombre de protonéphridies : en effet, chez les *Cotylurini*, le genre-type, procédant des *Diplostomini*, accuse, relativement à ceux-ci, une plus grande complexité de structure et subirait effectivement une accélération embryogénique (cf. p. 80), tandis que le genre *Apatemon* Szid., dont l'évolution plus avancée est attestée par le retrait complet des follicules vitellogènes dans le segment postérieur et par une stricte adaptation aux Ansériformes, possède un système excréteur larvaire apparemment simplifié : $2[(1+2)+(3a+3b+4a'+4a''+(4b))] = 14$ protonéphridies, mais dont la structure se compliquerait par l'apparition précoce d'une seconde commissure préacétabulaire [60] (cf. *Cercaria helvetica* XXXI Dub., 1929, p. 95 et pl. IV, fig. 14).

En résumé, si l'on cherche, du point de vue morphologique, à définir les tendances évolutives des Diplostomidés de Mammifères, on constatera :

1° que le segment postérieur se raccourcit (contrairement à ce qu'on observe chez les parasites d'Oiseaux les plus évolués : *Cotylurini*, *Strigeini*, *Crassiphialini*);

2° que l'organe tribocytique subit un allongement (*Alaria*) ou un élargissement souvent considérables (*Pharyngostomum*);

3° que les follicules vitellogènes tendent à se confiner dans le segment antérieur et à s'accumuler dans l'organe tribocytique (alors que chez les parasites d'Oiseaux, ils sont plus densément répartis ou se retirent, au contraire, dans le segment postérieur (cf. p. 35).

[60] Cette commissure est plus difficilement décelable que celle que MILLER (1923, 1926), SZIDAT (1931), RANKIN (1939) et nous-même (loc. cit.) avons observée en arrière de la ventouse ventrale, chez *Cercaria burti, C. Apatemi gracilis, C. pseudoburti* ou *C. helvetica XXXI,* respectivement.

On remarquera encore que ces tendances, déjà en voie de réalisation chez les formes transitionnelles, obtiennent plus rapidement ce qu'elles visent dans le phylum alarien — spécialement chez les espèces parasites de Canidés et surtout de Félidés (cf. *Alaria intermedia*, *A. canis*, *A. alata*), à propos desquelles l'étude du système excréteur permet de reconnaître une accélération embryogénique (cf. p. 90).

A considérer cette faune parasitaire restreinte, dérivée, comme nous venons de le montrer, des souches prometteuses de celles des Oiseaux, on ne peut que souscrire à la remarque faite par Baer, dans sa leçon sur « L'adaptation des Helminthes à leurs hôtes (1934, p. 70), en l'adaptant au cas des *Strigeida* : le vaste groupe des Mammifères, dit-il, ne semble pas avoir pris naissance d'une façon aussi explosive que celui des Oiseaux; son évolution lente et graduelle, accompagnée parfois de petites mutations, explique peut-être pourquoi les genres de Diplostomidés, qui s'y adaptèrent, furent beaucoup moins nombreux et moins susceptibles de fantaisie dans la réalisation de leurs caractères morphologiques que ceux qui restaient inféodés à la multitude des êtres ailés.

SOMMAIRE

On trouvera aux pages 19, 20, 22, 24, 26, 30, 33-34, 36, 44, 46, 47-52, les considérations générales sur la spécificité parasitaire; aux pages 56-66 l'hypothèse sur l'origine des *Strigeida* et des groupes voisins, puis leur classification (p. 67); aux pages 26, 30, 34, 35, 68-73, la recherche des tendances évolutives des *Strigeides* et une conception de leur évolution, développée dès les pages 73 pour les parasites de Reptiles, 77 pour ceux d'Oiseaux (résumé: p. 81-82 et 86 pour ceux de Mammifères (résumé: p. 87, 93).

Bibliographie.

(Liste complémentaire de celle de la Monographie)

*1941. ALDOUS, C. M. Report of a wholesale die-off of young Herring Gulls, Hogback Island, Moosehead Lake, Maine. *Bird-Banding*, vol. 12, p. 30-32, 1 fig.

1938. AZIM, M. A. On the intestinal Helminths of Dogs in Egypt. *Journ. Egypt. med. Assoc.*, vol. 21, 5 p.

1939. — Helminthes parasites des Chiens et des Chats en Egypte. *Ann. Parasitol. Paris*, vol. 17, p. 32-36.

1938 a. BAER, J. G. On the anatomy and systematic status of *Cleistogamia holothuriana* Faust, 1924. *Rec. Ind. Mus. Calcutta*, vol. 40, p. 159-168, 5 fig.

1939. BAYLIS, H. A. A larval Trematode (« *Diplostomum volvens* ») in the lens of the eye of a Rainbow Trout. *Proc. Linnean Soc. London*, session 151, 1938-39, Pt. 2.

1938. BHALERAO, G. D. On a new Trematode, *Travassosstomum natritis* n. g., n. sp., from the intestine of the Indian River-Snake, *Natrix piscator* (Schneider). *Livr. Jub. Prof. Travassos*, p. 81-86; 2 fig.

1939. BRACKETT, S. Two new species of strigeid Cercariae in lymnaeid Snails from the United States. *J. Parasit. Urbana*, vol. 25, p. 263-268; fig. 1-2.

1940. BYRD, E. E. A note on the strigeid Trematodes of the Alligator, with remarks on the « Prostatic » gland. *J. Parasit. Urbana*, vol. 26 (suppl.), p. 32.

1942. BYRD, E. E. et REIBER, R. J. Strigeid Trematodes of the Alligator, with remarks on the prostate gland and terminal portions of the genital ducts. *J. Parasit. Urbana*, vol. 28, p. 51-73; pl. 1-5.

* Les ouvrages marqués d'un astérisque n'ont pu être consultés.

1939. CALLOT, J. Particularités biologiques de la Métacercaire de *Posthodiplostomum cuticola* (von Nordmann). *Ann. Parasitol. Paris*, vol. 17, p. 332-335.

1942. CHANDLER, A. C. The morphology and life-cycle of a new Strigeid, *Fibricola texensis*, parasitic in Raccoons. *Trans. Amer. micr. Soc. Menasha*, vol. 61, p. 156-167; pl. 1.

*1934. CHEN, H. T. Helminths of cats in Fukien and Kwangtung provinces, with a list of those recorded from China. *Lingnan Sc. Journ.*, vol. 13, p. 261-273.

1938a. CORT, W. W. et BRACKETT, S. A new strigeid Cercaria which produces a bloat disease of Tadpoles. *J. Parasit. Urbana*, vol. 24, p. 263-271; 4 fig.

1938b. — Two new species of strigeid Cercariae in *Stagnicola palustris elodes* (Say) from the Douglas Lake region, Michigan. *Trans. Amer. micr. Soc. Menasha*, vol. 57, p. 274-281.

1939. CORT, W. W., HOPKINS, J., MCMULLEN, D. B., OLIVIER, L. et BRACKETT, S. The larval stages of the Gull Strigeid, *Diplostomum flexicaudum*, in juveniles and adults of *Stagnicola emarginata angulata*. *J. Parasit. Urbana*, vol. 25 (suppl.), p. 8.

1940. CORT, W. W., OLIVIER, L. et BRACKETT, S. The relation of Physid and Planorbid snails to the cycle of the strigeid Trematode, *Cotylurus flabelliformis* (Faust, 1917). *J. Parasit. Urbana*, vol. 26 (suppl.), p. 39.

1940a. CUCKLER, A. C. The life cycle of *Fibricola cratera* (Barker et Noll, 1915) Dubois, 1932 (Trematoda: Strigeata). *J. Parasit. Urbana*, vol. 26 (suppl.), p. 32-33.

1940b. — Studies on the migration and development of *Alaria* spp. (Trematoda: Strigeata) in the definitive host. *J. Parasit. Urbana*, vol. 26 (suppl.), p. 36.

1938. DUBOIS, G. Monographie des Strigeida (Trematoda). *Mém. Soc. neuch. Sci. nat.*, tome VI, 535 p.; 354 fig.

1944. — Un nouveau genre de Proterodiplostomidae (Trematoda) et une nouvelle clé de détermination des Diplostomes de Crocodiliens et de Chéloniens. *Rev. suisse Zool. Genève*, vol. 51, p. 356-360; fig. 1-2.

1938. FAUST, E. C. et TANG, C. C. Report on a collection of some Chinese *Cyathocotylidae* (Trematoda, Strigeoidea). *Livr. Jub. Prof. Travassos*, p. 157-168; 2 pl. (7 fig.).

1938. FERGUSON, M. S. Experimental studies on *Posthodiplostomum minimum* (McCallum, 1921), a Trematode from Herons. *J. Parasit. Urbana*, vol. 24 (suppl.), p. 31.

1939. — Development of Trematode Metacercariae into adult worms in sterile cultures. *J. Parasit. Urbana*, vol. 25 (suppl.), p. 13.

1940a. — Excystement and sterilization of Metacercariae of the avian strigeid Trematode, *Posthodiplostomum minimum*, and their development into adult worms in sterile cultures *J. Parasit. Urbana*, vol. 26, p. 359-372; 8 fig.

1940 b. FERGUSON, M. S. Further studies on the sterile culture of stages in a Trematode life cycle. *J. Parasit. Urbana*, vol. 26 (suppl.), p. 38-39.

1938. HOBGOOD, J. O. The Metacercaria of *Cercaria flexicorpa* Collins. *Trans. Amer. micr. Soc. Menasha*, vol. 57, p. 158-163; 3 fig.

1941. HUGHES, R. C., HIGGINBOTHAM, J. W. et CLARY, J. W. The Trematodes of Reptiles, Part II, Host catalogue. *Proc. Oklahoma Acad. Sc.*, vol. 21, p. 35-43.

1937. HUNTER III, G. W. IX. Parasitism of fishes in the Lower Hudson area. *Suppl. 26 th Ann. Rep. N. Y. State Conserv. Dept.*, N° 11, 1936, p. 264-273; 2 fig.

1941. HUNTER III, G. W. et HAMILTON, J. M. Studies on host-parasite reactions to larval parasites. IV. The cyst of *Uvulifer ambloplitis* (Hughes). *Trans. Amer. micr. Soc. Menasha*, vol. 60, p. 498-507; 1 pl.

1940. HUNTER III, G. W. et HUNTER, W. S. Studies on the development of the metacercaria and the nature of the cyst of *Posthodiplostomum minimum* (McCallum, 1921) (Trematoda: Strigeata). *Trans. Amer. micr. Soc. Menasha*, vol. 59, p. 52-63.

1941. HUSSEY, K. L. Comparative embryological development of the excretory system in digenetic Trematodes. *Trans. Amer. micr. Soc. Menasha*, vol. 60, p. 171-210; pl 1-7.

1938. LA RUE, G. R. Life history studies and their relation to problems in taxonomy of digenetic Trematodes. *J. Parasit. Urbana*, vol. 24, p. 1-11.

1938. MANTER, H. W. A collection of Trematodes from Florida Amphibia. *Trans. Amer. micr. Soc. Menasha*, vol. 57, p. 26-37; 4 fig.

1939. MCINTOSH, A. *Diplostomum fosteri* n. sp. from a Panama Otter, *Lutra repanda* Goldman. *J. Parasit. Urbana*, vol. 25 (suppl.), p. 25.

1940 a. — *Pseudapatemon aldousi*, new species (Trematoda; Strigeidae) from the American Woodcock, *Philohela minor*. *Proc. Helminth. Soc. Washington*, vol. 7, p. 14-16; fig. 1.

1940 b. — Some Helminth parasites of the Panama Otter. *J. Parasit. Urbana*, vol. 26, p. 219-222; 1 pl.

1938. MILICER, W. Über die parasitischen Würmer aus den Fischen des Wigry Sees. *Arch. Hydrobiol. Ichtyol. Suwalki*, vol. 11, p. 96-117; 3 fig., pl. 2.

1940. MORGAN, B. B. et WALLER, E. F. Severe parasitism in a Raccoon (*Procyon lotor lotor*, Linnaeus). *Trans. Amer. micr. Soc. Menasha*, vol. 59, p. 523-527.

1939. NIKOLSKAJA, N. P. The parasitic fauna of *Phalacrocorax carbo* of the Astrakhan Reservate [en russe, avec sommaire anglais]. *Notices sc. Univ. Etat Leningrad*, vol. 43, p. 58-66.

1940. ODLAUG, T. O. Morphology and life history of the Trematode *Alaria intermedia*. *Trans. Amer. micr. Soc. Menasha*, vol. 59, p. 490-510; pl. 1-2.

1938. OLIVIER, L. The life cycle of a strigeid belonging to the *Diplostomidae*. *J. Parasit. Urbana*, vol. 24 (suppl.), p. 27.

1939a. — Two new species of unusual strigeid Cercariae from the Douglas Lake region, Michigan. *J. Parasit. Urbana*, vol. 25 (suppl.), p. 8.

1939b. — The life history of an apharyngeal strigeid Trematode from Douglas Lake, Michigan. *J. Parasit. Urbana*, vol. 25 (suppl.), p. 28.

1940a. — Development of *Diplostomum flexicaudum* (Cort and Brooks) in the Chicken by feeding precocious metacercariae obtained from the snail intermediate host. *J. Parasit. Urbana*, vol. 26, p. 85-86.

1940b. — Life history studies on two strigeid Trematodes of the Douglas Lake region, Michigan. *J. Parasit. Urbana*, vol. 26, p. 447-477; pl. 1-3.

1941. — Three new species of strigeid Cercariae from the Douglas Lake region, Michigan. *Trans. Amer. micr. Soc. Menasha*, vol. 60, p. 45-52; 1 pl.

1940. OLIVIER, L. et CORT, W. W. Early stages in the development of strigeid Trematodes. *J. Parasit. Urbana*, vol. 26 (suppl.), p. 35-36.

1942. — An experimental test of the life cycle described for *Cotylurus communis* (Hughes). *J. Parasit. Urbana*, vol. 28, p. 75-81; 3 fig.

1938. OLIVIER, L. et ODLAUG, T. O. A new Mesocercaria (Trematoda; Strigeata) with a note on its further development. *J. Parasit. Urbana*, vol. 24, p. 369-374.

*1938. ORTLEPP, R. J. South African Helminths. — Part V. Some avian and mammalian Helminths. *Onderstepoort Journ. Veter. Sc. Anim. Industry*, vol. 11, p. 63-104; 34 fig.

1938. PENNER, L. R. A Strigeid of the genus *Neodiplostomum* which develops in laboratory rats from a Diplostomulum metacercaria in the muscles of *Rana sphenocephala*. *J. Parasit. Urbana*, vol. 24 (suppl.), p. 26-27.

*1939a. RANKIN Jr., J. S. Parasites of Northern Pike and Pickerel. *Trans. Amer. Fisheries Soc. Washington*, vol. 69, p. 268-272.

1939b. — *Cercaria pseudoburti* n. sp., a strigeid Cercaria from Western Massachusetts. *J. Parasit. Urbana*, vol. 25, p. 87-91; 3 fig.

1941. STUNKARD, H. W., WILLEY, C. H. et RABINOWITZ, Y. *Cercaria burti* Miller, 1923, a larval stage of *Apatemon gracilis* (Rudolphi, 1819) Szidat, 1928. *Trans. Amer. micr. Soc. Menasha*, vol. 60, p. 485-497; pl. 1-2.

*1937. SWANSON, G. Studies on Trematodes of the superfamily Strigeoidea with especial reference to the species from Hawks and Owls. *Ph. D. thesis Univ. of Minnesota.*

*1935. TANG, C. C. A survey of helminth fauna of Cats in Foochow. *Peking Nat. Hist. Bull.*, vol. 10, p. 223-232.

1939. VAN DEN BERGHE, L. Un Strigéidé nouveau du Congo belge, *Pharyngostomum congolense. Rev. Zool. Bot. Afr.*, vol. 32, p. 199-205; 4 fig.

1939. WALLACE, F. G. The life cycle of *Pharyngostomum cordatum* (Diesing) Ciurea (Trematoda: Alariidae). *Trans. Amer. micr. Soc. Menasha*, vol. 58, p. 49-61; pl. 1-2.

1938. WILLEY, C. H. et RABINOWITZ, Y. The development of *Cercaria burti* Miller, 1923, in Leeches and Ducks. *J. Parasit. Urbana*, vol. 24 (suppl.), p. 30-31.

1939. YAMAGUTI, S. Studies on the helminth fauna of Japan. Part 25. Trematodes of Birds, IV. *Japan J. Zool. Tokyo*, vol. 8, p. 129-210; 65 fig.

1941. — Studies on the helminth fauna of Japan. Part 32. Trematodes of Birds, V. *Japan J. Zool. Tokyo*, vol. 9, p. 321-341; 16 fig.

1942. — Studies on the helminth fauna of Japan. Part 38. Larval Trematodes of Fishes. *Japan J. Med. Sci.* (VI. Bacter. a. Parasitol.), vol. 2, p. 131-160; 8 fig., pl. V-VI.

Autres ouvrages consultés.

1940. ALICATA, J. E. The life cycle of *Postharmostomum gallinum*, the cecal Fluke of poultry. *J. Parasit. Urbana*, vol. 26, p. 135-143; pl. 1-2.

1940. ALLISON, L. N. Life-history of *Cercariaeum constantiae* Mueller (Trematoda: Brachylaemidae) from the Snail, *Campeloma. J. Parasit. Urbana*, vol. 26 (suppl.), p. 38.

1934. BAER, J. G. L'adaptation des Helminthes à leurs hôtes. *Bull. Soc. neuch. Sci. nat.*, vol. 58, p. 57-76; 2 tab.

1930. BOUBIER, M. Le Monde des Oiseaux. *Arch. Hist. nat. Paris*, vol. 5, 212 p.

1942. BRACKETT, S. Five new species of avian Schistosomes from Wisconsin and Michigan with the life cycle of *Gigantobilharzia gyrauli* (Brackett, 1940). *J. Parasit. Urbana*, vol. 28, p. 25-42; pl. 1-2.

1939. BYRD, E. E. Studies on the blood Flukes of the family Spirorchidae. Part II. Revision of the family and description of new species. *Journ. Tenn. Acad. Sci.*, vol. 14, p. 116-161; pl. 1-4.

1933. CROFT, J. W. A description of *Cercaria whitentoni*, n. sp. *Trans. Amer. micr. Soc. Menasha*, vol. 52, p. 259-266; pl. 37.

1926. EJSMONT, L. Morphologische, systematische und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Arten des Genus *Sanguinicola* Plehn. *Bull. Acad. polon. Sci. et Lett. Cracovie*, s.B, 1925, p. 877-966, fig. A-S; pl. 49-52.

1927 a. — Nouvelles recherches sur les Trématodes hématophages (*Spirhapalum polesianum* n. g. n. sp., le Trématode du sang d'*Emys orbicularis* L.). *C. R. 1er Congrès polon. Anat. et Zool. Varsovie*, 1926.

1927 b. — *Spirhapalum polesianum* n. g., n. sp., Trématode du sang d'*Emys orbicularis* L. *Ann. Parasitol. Paris*, vol. 5, p. 220-235; 6 fig.

1929. — Über zwei Schistosomatidengattungen der Vögel. *Bull. Acad. polon. Sci. et Lett. Cracovie*, s.B, 1929, p. 389-403; 1 fig.

1929. FAUST, E. C. Human Helminthology. 616 p.; 297 fig. *Philadelphie.*

1908. FUHRMANN, O. Die Cestoden der Vögel. *Zool. Jahrb. Jena, Suppl.*, vol. X, 232 p.

1916. — Notes helminthologiques suisses. I. Sur une nouvelle espèce de Cercaire à queue fourchue. *Rev. suisse Zool. Genève*, vol. 24, p. 389-393, pl. 1.

1928. — Trematoda. In: *Handbuch der Zoologie* (Kükenthal) *Berlin et Leipzig*, vol. 2, 140 p.; 175 fig.

1932. — Les Ténias des Oiseaux. *Mém. Univ. Neuchâtel*, tome 8, 381 p.; 147 fig.

1888. FÜRBRINGER, M. Untersuchungen zur Morphologie und Systematik der Vögel, zugleich ein Beitrag zur Anatomie der Stütz- und Bewegungsorgane. Cap. 6, p. 1537-1578; pl. 27-30. *Amsterdam.*

1893. GADOW, H. Vögel. In: *Bronn's Klassen und Ordnungen des Thier-Reichs, Leipzig*, VI Bd., 4. Abt., Syst., 303 p.

1909. — Amphibia and Reptiles. *Cambridge nat. Hist. London*, vol. 8, XIII + 668 p.; 181 fig.

1935. GRASSÉ, P. P. Parasites et parasitisme. *Coll. Armand Colin*, N° 176, 224 p.; 26 fig.

1928. GUBERLET, J. E. Parasitic worms of Hawaiian Chickens with a description of a new Trematode. *Trans. Amer. micr. Soc. Menasha*, vol. 47, p. 444-453; pl. 59.

1935 a. HUNTER, W. S. et HUNTER III, G. W. Studies on *Clinostomum*. II. The Miracidium of *C. marginatum* (Rud.). *J. Parasit. Urbana*, vol. 21, p. 186-189; 1 fig.

1935 b. HUNTER III, G. W. et HUNTER, W. S. Studies on *Clinostomum*. IV. Notes on the penetration and growth of the Cercaria of *Clinostomum marginatum*. *J. Parasit. Urbana*, vol. 21, p. 411-412.

1932 a. JOYEUX, C., BAER, J. G. et TIMON-DAVID, J. Le développement du Trématode *Brachylaemus (Brachylaemus) nicolli* (Witenberg). *C. R. Soc. Biol. Marseille*, vol. 109, p. 464.

1932b. JOYEUX, C., BAER, J. G. et TIMON-DAVID, J. Recherches sur le cycle évolutif des Trématodes appartenant au genre *Brachylaemus* Dujardin (syn. *Harmostomum* Braun). *C. R. Acad. Sci. Paris*, vol. 195, p. 972.

1934. — Recherches sur les Trématodes du genre *Brachylaemus* Dujardin (syn. *Harmostomum* Braun). *Bull. biol. France et Belgique*, vol. 68, p. 385-418; 7 fig., pl. 14.

1922. KOBAYASHI. H. A review of Japanese Cercariae. *Mitteil. med. Akad. Keijo*, 27 p.; pl. 1-5.

1934c. KRULL, W. H. Some observations on the Cercaria and Redia of a species of *Clinostomum*, apparently *C. marginatum* (Rudolphi, 1819) (Trematoda: Clinostomidae). *Proc. Helminth. Soc. Washington*, vol. 1, p. 34-35; fig. 10.

1937. LAL, M. B. Studies on the Trematode parasites of Birds. Part II. Morphology and systematic position of some new blood-Flukes of the family Schistosomidae. *Proc. Ind. Acad. Sci.*, vol. 6, p. 274-283; 6 fig.

1933. LAMBRECHT, K. Handbuch der Palaeornithologie, 1024 p.; 209 fig., 4 pl. *Berlin.*

1935. LUHMAN, M. Two new Trematodes from the loggerhead Turtle (*Caretta caretta*). *J. Parasit. Urbana*, vol. 21, p. 1-3; fig. 1-2.

1926. MACCALLUM, G. A. Revue du genre *Spirorchis* MacCallum. *Ann. Parasitol. Paris*, vol. 4, p. 97-103; 5 fig.

1934. MCINTOSH, A. A new blood Trematode, *Paradeontacylix sanguinicoloides* n. g., n. sp., from *Seriola lalandi* with a key to the species of the family Aporocotylidae. *Parasitology, Cambridge*, vol. 26, p. 463-467; 1 fig.

1937. MCLEOD, J. A. Two new Schistosomid Trematodes from Water-Birds. *J. Parasit. Urbana*, vol. 23, p. 456-466; pl. 1-2.

1935. MILLER, E. L. Studies on North American Cercariae. *J. Parasit. Urbana*, vol. 21, p. 244-254; pl. 1-2.

1912. ODHNER, T. Zum natürlichen System der digenen Trematoden. V. Die Phylogenie des Bilharzia-Typus. *Zool. Anz. Leipzig*, vol. 41, p. 54-71; 12 fig.

1924. — Remarks on *Sanguinicola*. *Quart. Journ. micr. Sci. London*, vol. 68, p. 403-411; 2 fig.

1868. VON PELZELN, A. Zur Ornithologie Brasiliens. In: *Resultate von Joh. Natterer's Reisen in den Jahren 1817 bis 1835, Wien*, I. Abth., LIX + 462 + 18 p.; 1 carte.

1931. PERRIER, E. Les Oiseaux. In : *Traité de Zoologie*, fasc. 9, p. 3119-3341; fig. 2101-2183. *Paris.*

1931-40. PETERS, J. L. Check-list of Birds of the world. *Harvard Univ. Press. Cambridge*, vol. 1-4.

1929. PRICE, E. W. A synopsis of the Trematode family Schistosomidae with descriptions of new genera and species. *Proc. U. S. Nat. Mus. Washington*, vol. 75, p. 1-39; pl. 1-15.

1931. — A synopsis of the Trematode family Schistosomidae. Note on *Macrobilharzia* Travassos. *J. Parasit. Urbana*, vol. 17, p. 230-231.

1934 c. — New genera and species of blood Flukes from a marine Turtle, with a key to the genera of the family Spirorchidae. *Journ. Washington Acad. Sci.*, vol. 24, p. 132-141; 8 fig.

1931. PRICE, H. F. Life history of *Schistosomatium douthitti* (Cort). *Amer. Journ. Hyg.*, vol. 13, p. 685-727; pl. 1-4.

1922. SCHEURING, L. Der Lebenscyklus von *Sanguinicola inermis* Plehn. *Zool. Jahrb. Jena, Anat.*, vol. 44, p. 265-310, fig. A-D; pl. 23.

1921. SOPARKAR, M. B. Notes on some furcocercous Cercariae from Bombay. *Ind. J. Med. Res.*, vol. 9, p. 23-32; 4 pl.

1927-34. STRESEMANN, E. Sauropsida: Aves. In: *Handbuch der Zoologie* (Kükenthal) *Berlin et Leipzig*, vol. 7, 899 p.; 944 fig.

1921. STUNKARD, H. W. Notes on North American blood Flukes. *Amer. Mus. Novit. New York*, N° 12, p. 1-5.

1922. — Two new genera of North American blood Flukes. *Amer. Mus. Novit. New York*, N° 39, p. 1-8.

1923. — Studies on North American blood Flukes. *Amer. Mus. Nat. Hist. New York*, vol. 48, p. 165-221; pl. 2-13.

1937. — The physiology, life cycles and phylogeny of the parasitic Flatworms. *Amer. Mus. Novit. New York*, N° 908, p. 1-27.

1929 c. SZIDAT, L. Zur Entwicklungsgeschichte des Bluttrematoden der Enten, *Bilharziella polonica* Kow. I. Morphologie und Biologie der Cercarie von *Bilharziella polonica* Kow. *Zbl. Bakt. Jena*, Orig., vol. 111, p. 461-470; 5 fig.

1929 d. — Die Parasiten des Hausgeflügels. 3. *Bilharziella polonica* Kow., ein im Blut schmarotzender Trematode unserer Enten, seine Entwicklung und Uebertragung. *Arch. Geflügelk. Berlin*, vol. 3, p. 78-87; 8 fig.

1930. — *Gigantobilharzia monocotylea* n. sp., ein neuer Blutparasit aus ostpreussischen Wasservögeln. *Z. Parasitenk. Berlin*, vol. 2, p. 583-588; 5 fig.

1936 a. — Studien zur Systematik und Entwicklungsgeschichte der Gattung *Leucochloridium* Carus. I. *Z. Parasitenk. Berlin*, vol. 8, p. 645-653; 4 fig.

1932. SZIDAT, U. *Dicranocercaria brachycerca* n. sp., der Typ einer neuen Gruppe gabelschwänziger Cercarien. *Zool. Anz. Leipzig*, vol. 98, p. 317-322; 3 fig.

1906. TENNENT, D. H. A study of the life-history of *Bucephalus haimeanus*, a parasite of the Oyster. *Quart. Journ. micr. Sci. London*, vol. 49, p. 635-690; pl. 39-42.

1933. THAPAR, G. S. A new blood Fluke from an Indian Tortoise, *Trionyx gangeticus*. *Journ. Helminth.*, vol. 11, p. 163-168; 3 fig.

1939 a. VAN DEN BERGHE, L. Les Schistosomes et les schistosomoses au Congo belge et dans les territoires du Ruanda-Urundi. *Mém. Inst. Roy. Colon. Belge* (sect. Sci. nat. et méd.), tome VIII, 153 p.; 27 pl.

1940. WALL, L. D. Life history of *Spirorchis parvus* (Stunkard) Trematoda : Spirorchiidae. *Science, New York*, vol. 92, p. 362-363.

1941 a. — Life history of *Spirorchis elephantis* (Cort, 1917), a new blood Fluke from *Chrysemys picta*. *Amer. Midland Naturalist*, vol. 25, p. 402-412; 7 fig.

1941 b. — *Spirorchis parvus* (Stunkard), its life history and the development of its excretory system (Trematoda: Spirorchiidae). *Trans. Amer. micr. Soc. Menasha*, vol. 60, p. 221-260; pl. 1-2.

1928. WERBY, H. J. On the Trematode Genus *Harmostomum* with the description of a new species. *Trans. Amer. micr. Soc. Menasha*, vol. 47, p. 68-81; pl. 11.

1925. WITENBERG, G. Versuch einer Monographie der Trematodenunterfamilie Harmostominae Braun. *Zool. Jahrb. Jena, Syst.*, vol. 51, p. 167-254; pl. 1-2.

1923. WOODLAND, W. N. F. *Sanguinicola* from the Sudan. *Quart. Journ. micr. Sci. London*, vol. 67, p. 233-242; pl. 18.

Manuscrit reçu le 14 septembre 1944.