

# Les fondements de la taxonomie des *Strigeata* La Rue (Trematoda: Strigeida)

par

**Georges DUBOIS**

## APERÇU HISTORIQUE

Le premier essai de classification remonte à la fin du XIX<sup>e</sup> siècle. G. BRANDES (1890), dans son ouvrage intitulé « Die Familie der Holostomiden », divise ce groupe bien délimité en trois sous-familles: les *Diplostomeae* (avec les représentants des genres *Diplostomum* Brand., 1888 nec Nordm., 1832, — qui tombe comme homonyme, — et *Polycotyle* Will.-Suhm), les *Hemistomeae* (réunissant les espèces attribuées à *Hemistomum* Dies.) et les *Holostomeae* (avec le genre *Holostomum* Rud. e. p. (sic), au lieu de Nitzsch).

Les bases de cette classification sont reprises, modifiées et complétées par G. R. LA RUE (1926a) dans la Synopsis qu'il établit pour la superfamille des *Strigeoidea* Railliet, 1919, avec la famille-type des *Strigeidae* Railliet et les sous-familles suivantes:

*Strigeinae* Railliet, 1919 (genre *Strigea* Abildgaard, 1790 [= *Holostomum* Nitzsch]);

*Braunininae* Wolf, 1903 (genre *Braunina* Heider, 1900);

*Cyathocotylinae* Mühling, 1898 (genres *Cyathocotyle* Mühling, 1896 et *Prohemistomum* Odhner, 1913);

*Polycotylinae* Monticelli, 1892 (genres *Polycotyle* Will.-Suhm, 1870, *Neodiplostomum* Railliet, 1919 [= *Diplostomum* Brandes, 1888 nec Nord-

mann, 1832], *Proalaria* gen. nov. [avec l'espèce-type *Hemistomum spathaceum* (Rudolphi) Diesing, 1850], *Crassiphiala* Van Haitsma, 1925 et *Paradiplostomum* gen. nov. [avec l'espèce-type *Diplostomum abbreviatum* Brandes, 1888];

*Alariinae* Hall et Wigdor, 1918 (genres *Alaria* Schrank, 1788 [= *Hemistomum* Diesing, 1850 et *Conchosomum* Railliet, 1896] et *Pharyngostomum* Ciurea, 1922).

Dans cette Synopsis, les *Cyathocotylinae* et les *Braunininae* s'opposent aux autres sous-familles par la possession d'une poche du cirre. Les *Strigeinae* sont caractérisés par leur segment antérieur cupuliforme, contenant un « holdfast organ variously developed but always prominent ». La grande sous-famille des *Polycotylinae* réunit des parasites d'Oiseaux et de Reptiles, tandis que celle des *Alariinae* groupe ceux de Mammifères. La première s'oppose à la seconde par la forme de l'organe adhésif: « usually circular, bulbous or short elliptical, with a cavity » d'une part, « greatly elongated or cordate » d'autre part. *Proalaria* diffère de *Neodiplostomum* par la possession de « lateral suctorial cups or earlike appendages », et tous deux se distinguent d'*Alaria* par la distribution des follicules vitellogènes. Le genre *Crassiphiala* est provisoirement assigné aux *Polycotylinae*.

La sous-famille des *Strigeinae* devint le fief de L. SZIDAT (1929), dont la revision de l'ancien genre *Strigea* devait aboutir à l'érection des taxons *Parastrigea*, *Ophiosoma*, *Apatemon*, *Cardiocephalus*<sup>1</sup> et *Cotylurus* (en plus d'*Apharyngostrigea* déjà établi par CIUREA 1927).

L'étude des Diplostomes de Reptiles et d'Oiseaux du Musée de Vienne — dont la plupart furent recueillis au Brésil, par Natterer — devait nous convaincre (DUBOIS 1936b, 1937) de la nécessité de séparer nettement ces deux groupes de Vers, opposés par leur inféodation aux deux classes de Sauropsidés. Les premiers ont en possession exclusive une paraprostate dorsale, indépendante du canal éjaculateur ou auquel elle se réunit distalement, corrélativement avec des testicules invariablement sphériques ou ellipsoïdaux (jamais bilobés ou recourbés en fer à cheval, ni claviformes, ni lobés ou découpés en lobules, ni enroulés en circonvolutions). Il était donc indiqué de réunir les Diplostomes de Reptiles dans une nouvelle famille, pour laquelle nous proposons le nom de *Proterodiplostom(at)idae* (genre-type: *Proterodiplostomum* Dubois, 1936, avec l'espèce-type, *Diplostomum longum* Brandes, 1888). L'étude du système génital, dans ce taxon, a révélé une grande variabilité dans l'agencement et les connexions des conduits sexuels, qui fournissait, à elle seule, de nombreux indices permettant la différenciation des genres, en plus des caractères morphologiques habituellement considérés, notamment la distribution des follicules vitellogènes.

<sup>1</sup> Ce nom générique tombe comme homonyme de *Cardiocephalus* Broili, 1904 (Amphibia: Lepospondyli). Il est remplacé par *Cardiocephaloides* Sudarikov, 1959.

Dès lors, une classification plus complète et plus rationnelle pouvait être proposée (« Monographie des Strigeida » 1938, « Systématique des Strigeida » 1953), avec subdivision des sous-familles en tribus, d'après la répartition des vitellogènes dans le corps ou leur limitation à l'un de ses segments.

Enfin, H. R. MEHRA (1943, 1947) apportait une importante contribution à nos connaissances des Cyathocotylidés, en particulier par la revision des genres *Holostephanus* Szidat et *Cyathocotyle* Mühling, et par une discussion sur la classification de la famille, que SZIDAT (1936) avait déjà esquissée. En 1950, dans une adresse présidentielle prononcée devant l'Académie des Sciences, il expose ses vues sur l'évolution des Vers sanguicoles et des Trématodes strigéidiens, puis discute le problème de la phylogénie des *Strigeida* Poche (= sous-ordre *Strigeata* La Rue). Il y décrit le nouveau genre *Muhlingina*, dont il fait le type de la sous-famille des *Muhlinginae*.

L'intégration de la systématique du sous-ordre des *Strigeata* dans celle des « Trematoda, Digenea » fut effectuée par G. R. LA RUE (1957), tandis que YAMAGUTI (1958) en distribuait les taxons dans la mosaïque de son « Systema Helminthum », selon leur inféodation aux trois classes d'Amniotes.

#### A. Limites et définitions de l'ordre des *Strigeida* et du sous-ordre des *Strigeata*

L'ordre des *Strigeida* (La Rue, 1926) Odening, 1960 et 1961 nom. et char. emend. <sup>1</sup> [= Ordo *Strigeatoidea* La Rue, 1926b et 1957 ex parte, subdivisions A I, II et III] s'inscrit dans la classe des *Trematoda* Rudolphi, 1808 <sup>2</sup> et dans la sous-classe des *Malacobothridia* Burmeister, 1837 <sup>3</sup>, laquelle comprend, selon

<sup>1</sup> Cette émendation se justifie, puisque LA RUE (1957, pp. 332, 333, 334 et 335) a proposé, pour les autres ordres, les noms nouveaux *Echinostomida* (plus correctement *Echinostomatida*), *Renicolida*, *Plagiorchiida* et *Opisthorchiida*.

<sup>2</sup> Contrairement à l'opinion de BAER et EUZET (1961) qui séparaient les Monogènes des Digènes, STUNKARD (1963) plaide en faveur de l'intégrité et de la validité de la classe des Trématodes, en utilisant un argument propre au cas exceptionnel des Polystomes d'Amphibiens, dont les larves néoténiques sont digénétiques (mais non point les « larves normales »), et l'objection faite à propos du cycle de polyembryonie des Gyrodactyles, avec emboîtement des générations (VON SIEBOLD 1849).

Nous partageons les vues de l'auteur américain, mais pour des raisons différentes, d'ordre morphologique, que nous exposerons ailleurs. Cette conception reprend la classification de BURMEISTER (1837, 1856), avec les deux groupes d'ecto- et d'endoparasites, nommés par ce dernier *Pectobothrii* et *Malacobothrii*.

Quant aux Aspidogastres (*Aspidobothrii* Burmeister, 1856), dont STUNKARD revise le statut (*op. cit.*) et dont les affinités avec les Digéniens sont reconnues par lui (1946, 1963) aussi bien que par BAER et JOYEUX (1961), la structure de l'appareil digestif et celle du disque adhésif les rapprocheraient des Monogènes, avec lesquels ils ont en commun le développement direct à l'intérieur de l'œuf et l'absence de métamorphoses larvaires. Ces faits sont encore en faveur du retour à l'unité de la classe des Trématodes, qui comprend d'une part les Monogènes ou *Pectobothridia* (monoxènes, à développement direct), d'autre part les *Malacobothridia* réunissant les Aspidogastres (mono- (?) ou dixènes, à développement direct) et les Digènes (hétéroxènes, à développement indirect, avec stades larvaires successifs résultant d'une germinogonie au sein du premier hôte).

<sup>3</sup> Page 529: originellement *Malacobothrii*, et *Malacobothria* in BRAUN 1893.

STUNKARD (1963), les *Aspidobothrea* Burmeister, 1856<sup>1</sup>, et les *Digenea* Van Beneden, 1858<sup>2</sup>.

De son côté, LA RUE (1957) incluait les *Strigeatoidea* dans son superordre des *Anepitheliocystidia*<sup>3</sup>, dont les représentants sont caractérisés (de la cercaire au stade adulte) par une vessie excrétrice primitive, non remplacée par des cellules mésodermiques.

Ainsi émendé, l'ordre des *Strigeida* comprend les sous-ordres *Strigeata* La Rue, 1926, *Clinostomata*(ta) Allison, 1943 et *Schistosomata*(ta) La Rue, 1926<sup>4</sup>. Ce taxon ordinal est défini par la diagnose suivante:

*Trematoda*: *Malacobothridia*: *Digenea*: *Anepitheliocystidia*: à miracidia assez grands (jusqu'à 200  $\mu$ ), avec 2 paires de protonéphridies<sup>5</sup> et 22 (ou 21 ?) plaques ciliées épidermiques disposées sur 4 rangs (6+9 (ou 8 ?) +4+3)<sup>6</sup>; à

<sup>1</sup> Page 252: originellement *Aspidobothrii*, et *Aspidobothria* in MONTICELLI 1888 (= *Aspidogastrea* Faust et Tang, 1935).

<sup>2</sup> Les *Aspidobothrea* et les *Digenea* devraient, en raison de l'immense horizon qu'occupent ces derniers, être élevés au rang de superordres. La hiérarchie des taxons subordonnés, telle qu'elle est conçue ici pour l'ordre des *Strigeida*, pourrait ainsi s'établir sur les degrés disponibles allant du sous-ordre des *Strigeata* aux diverses tribus.

<sup>3</sup> En élevant les *Digenea* au rang de superordre et en abaissant les *Anepitheliocystidia* à celui de subsuperordre, on pourrait intégrer ces derniers dans la classification de STUNKARD.

<sup>4</sup> STUNKARD (1963, table 1, p. 230) utilise la désinence *-oidea* pour les sous-ordres de Digéniens, alors que l'article 29 (Recommandation 29A) du Code International de Nomenclature Zoologique, adopté par le XV<sup>e</sup> Congrès International de Zoologie et publié en 1961, recommande d'en faire usage pour les noms de superfamilles. Conformément à la tradition, il serait souhaitable de généraliser l'emploi de la terminaison *-ata* (plutôt que *-ina* qui paraît cependant plus logique: cf. nomenclature des Nématodes) pour les sous-ordres et celle de *-ida* pour les ordres, comme l'ont fait BAER et JOYEUX (1961) à propos des Digéniens.

<sup>5</sup> Par opposition aux sous-ordres *Azygiata*, *Cyclocoelata* et *Brachylaimata* La Rue, 1957 (subdivisions BI, II et III), qui n'ont qu'une paire de protonéphridies. Il faut rappeler que ALLISON (1943), ULMER (1951a) et KAGAN (1952) n'ont pu détecter aucune flamme vibratile chez les miracidia de trois Brachylaemidés des genres *Leucochloridiomorpha*, *Postharmostomum* et *Neoleucochloridium*. (Ces miracidia sont très petits: 19-28/11-18  $\mu$ ). LE ZOTTE (1954) n'en a point observé chez le miracidium de *Bivesicula hepsetia* Manter. Le nombre de protonéphridies reste encore inconnu dans les familles des Transversotrématidés, Fellodistomatidés et Bucéphalidés.

<sup>6</sup> Les premiers dénombrements se résumaient dans la formule: 6+8+4+3 = 21: MATHIAS 1925, p. 38, pl. II, fig. 7 (*Strigea tarda* Steenstr. = *Cotylurus brevis* Dub. et Rsch.); H. F. PRICE 1931, p. 700, pl. II, fig. 12 (*Schistosomatium douthitti* (Cort)); VAN HAITSMA 1931, p. 503 (*Diplostomum flexicaudum* (Cort et Brooks) = *D. spathaceum indistinctum* (Gub.)); FAUST et HOFFMAN 1934, p. 15, pl. I, fig. 7 (*Schistosoma mansonii* Sambon); HUNTER et HUNTER 1935, p. 277 (*Clinostomum marginatum* (Rud.)); TANG 1938, p. 424, pl. III, fig. 3 (*Schistosoma japonicum* Katsur.); ODLAUG 1940, p. 492, 494 (*Alaria intermedia* (Oliv. et Odlg) = *A. mustelae* Bosma); TANG 1941-1942, p. 31 (*Prostephanus industrius* (Tub.)); HUGHINS 1954, p. 9, fig. 7 (*Hysteromorpha triloba* (Rud.)); KHAN 1962, p. 82, fig. 17 (*Cyathocotyle bushiensis* Khan: 6+8+4+2); VOJTKOVÁ 1966, p. 276, fig. 2 (*Holostephanus volgensis* (Sudar.)).

Des observations plus précises, à l'aide d'imprégnation au nitrate d'argent (méthode de Lynch, 1933), révélèrent l'existence d'une neuvième plaque dans le second rang, d'où la formule: 6+9+4+3 = 22: PARK 1936, p. 52, pl. XI, fig. 3-6 (*Neodiplostomum lucidum* = *Fibricola lucidus* (La Rue et Bosma)); CHANDLER 1942, p. 159, pl. I, fig. 5 (*Fibricola texensis* Chdl. = *F. cratera* (Bark. et Noll)); PEARSON 1956, p. 320, fig. 9 (*Alaria arisaemoides* Aug. et Uribe), avec fluctuation de la formule; 1961, p. 142, fig. 6, 9-11 (*Neodiplostomum intermedium* = *Fibricola intermedius* (Pears.)); DÖNGES 1964, p. 176, fig. 6-7 (*Posthodiplostomum cuticola* (Nordm.)); 1965, p. 5, fig. 3 (*Posthodiplostomum brevicaudatum* (Nordm.)); 1969, p. 122, fig. 1a-c (*Diplosto-*

furcocercaires avec tronc caudal élané, fourchons longs (Strigéates) ou courts (Clinostomes, Schistosomes), cellules glandulaires de pénétration pré-, para- ou postacétabulaires (céphaliques chez les Cyathocotyloïdes), système excréteur du type « Mesostoma » ou « Stenostoma »<sup>1</sup>, avec canal caudal s'ouvrant à mi-longueur des fourchons ou à leur extrémité. Développement dans des sporocystes simples<sup>2</sup> (Strigéates, Schistosomes) ou des rédies (Clinostomes), dont la première génération est issue d'un sporocyste-mère résultant de la transformation régressive du miracidium<sup>3</sup>. Cycle évolutif à 2 hôtes (Schistosomes) ou 3 et parfois 4 hôtes (Clinostomes, Strigéates).

Le sous-ordre des *Strigeata*<sup>4</sup> comprend les Digéniens parasites d'Amniotes (hôtes finaux), à corps généralement bisegmenté, muni d'un organe tribocytique ventral (appelé à tort « Haftorgan » ou « adhesive organ »), qui est une formation *sui generis* apparaissant au stade post-cercarial et dont la glande, dite protéolytique, provoque la digestion extra-intestinale de la muqueuse de l'hôte (BAER 1933). Le segment antérieur, muni de ventouses et souvent de pseudo-ventouses, assure la fixation du parasite et sa nutrition: grâce à sa structure particulière, en coupe, en cuiller ou en gouttière, il facilite l'acheminement des tissus liquéfiés vers la bouche et le pharynx. Le segment postérieur contient les gonades et l'appareil copulateur.

*num phoxini* (Faust)); HARRIS, HARKEMA et MILLER 1967, p. 579, fig. 1 (*Diplostomum variable* = *Didelphodiplostomum variable* (Chdl.)).

Cependant L. D. WALL (1941a, p. 406; 1941b, p. 235, pl. II, fig. 16) n'aurait compté que 18 plaques épidermiques (6+6+4+2) sur les miracidia de *Spirorchis elephantis* (Cort) et *S. parvus* (Stunk.), tandis que HUNTER et HUNTER (1935, p. 268, pl. C, fig. 2) croyaient observer l'arrangement 6+6+6+3 = 21 plaques chez *Crassiphiala ambloplitis* = *Uvulifer ambloplitis* (Hugh.).

PEARSON (1956, p. 320) a constaté des variations du nombre des plaques ciliées chez *Alaria arisaemoides*: 6+9+4+3 (8 cas), 6+8+4+3 (3 cas), 6+10+4+2 (1 cas). Dans son travail de 1961 (p. 148), il croit justifié de généraliser la première de ces trois formules: « While it cannot be stated categorically, it seems likely that the formula 6:9:4:3 = 22 is the correct one and will be found throughout the strigate trematodes. Error in ascertaining the epidermal plate formula could arise by assuming that the plates of the second tier are arranged symmetrically in pairs about the mid-sagittal plane, whereas, in fact, there is a mid-ventral, unpaired plate. »

Chez un Cyclocoelide (*Ophthalmophagus nasicola* Witbg), YAMAGUTI (1940, p. 659) compte 18 plaques (« Zellen ») disposées en quatre zones: 6+6+4+2.

Quant aux *Brachylaemidae*, la distribution des plaques épidermiques (munies de cils relativement très longs) est fort différente: ALLISON (1943) en compte 3 antérieures et 3 postérieures (pl. I, fig. 5); ULMER (1951a) n'en observe que 3 en tout, dont une plus petite, localisée caudalement (pl. IV, fig. 33-34); KAGAN (1952) en décrit 5, dont 4 sur la face ventrale et une située dorso-caudalement (pl. I, fig. 12 et 20). Ces dispositions, très différentes, justifient l'idée d'éloigner cette famille des *Strigeida*, en dépit d'une certaine analogie des systèmes excréteurs au stade cercarial (ALLISON *op. cit.*, p. 151, 161).

<sup>1</sup> Cf. SEWELL 1922, p. 321.

<sup>2</sup> Les sporocystes des *Brachylaemidae* sont branchus, rameux.

<sup>3</sup> Au contraire, le miracidium des Cyclocoelides (B II de la classification de LA RUE 1957) contient déjà une grosse rédie bien formée. Le stade sporocyste est sauté. Les formes larvaires successives sont emboîtées les unes dans les autres: cycle abrégé ou télescopé (cf. SZIDAT 1932 et STUNKARD 1934, pour *Typhlocoelum sisowi* (Skrjabin); JOHNSTON et SIMPSON 1940, pour *Cyclocoelum* (*Haematotrephus*) *jaenschi* J. et S.; TIMON-DAVID 1955, pour *Cyclocoelum* (*Hyptiasmus*) *elongatum* Harrah (syn. *Pseudhyptiasmus dollfusi* Tim.-Dav.)).

<sup>4</sup> Sous-ordre correspondant à la supersuperfamille des *Strigeida* in POCHE 1926.

Les cercaires ont un tronc caudal élançé et des fourchons allongés (« Longifurcate Cercariae »). Le déroulement du cycle vital implique 3 ou 4 hôtes.

### B. Taxonomie des *Strigeata*

La distribution systématique des *Strigeata* est la suivante :

- Superfamilia STRIGEOIDEA Railliet, 1919 [= *Strigeides* Dubois, 1936]
- Subsuperfamilia *Strigeoinea* Dubois, 1964 [= *Strigeines* Dubois, 1936]
  - Familia *Strigeidae* Railliet, 1919
    - Subfamilia *Strigeinae* Railliet, 1919
      - Tribus *Strigeini* Dubois, 1936
      - Tribus *Cotylurini* Dubois, 1936
    - Subfamilia *Duboisuellinae* Baer, 1938
- Subsuperfamilia *Diplostomatoinea* Dubois, 1964 [= *Diplostomines* Dub., 1936]
  - Familia *Diplostomatidae* Poirier, 1886
    - Subfamilia *Diplostomatinae* Monticelli, 1888
      - Tribus *Diplostomatini* Dubois, 1936
      - Tribus *Crassiphialini* Dubois, 1936
      - Tribus *Codonocephalini* Sudarikov, 1959
    - Subfamilia *Alariinae* Hall et Wigdor, 1918
  - Familia *Proterodiplostomatidae* Dubois, 1936
    - Supersubfamilia *Proterodiplostomatidi* Dubois, 1936
      - Subfamilia *Proterodiplostomatinae* Dubois, 1936
        - Tribus *Proterodiplostomatini* Dubois, 1951
        - Tribus *Massoprostatini* Dubois, 1951
      - Subfamilia *Polycotylinae* Monticelli, 1888
    - Supersubfamilia *Ophiodiplostomatidi* Dubois, 1936
      - Subfamilia *Ophiodiplostomatinae* Dubois, 1936
        - Tribus *Ophiodiplostomatini* nov.
      - Subfamilia *Proalarioidinae* Sudarikov, 1960
  - Subsuperfamilia *Bolbocephalodoinea* nov. [= *Bolbocephalodines* Dub., 1936]
    - Familia *Bolbocephalodidae* Strand, 1935
      - Subfamilia *Bolbocephalodinae* Dubois, 1936

Superfamilia CYATHOCOTYLOIDEA (Dubois, 1936) Nicoll, 1937

Subsuperfamilia *Cyathocotyloinea* nov.

Familia *Cyathocotylidae* Poche, 1926

Subfamilia *Cyathocotylinae* Mühling, 1898

Subfamilia *Muhlingininae* Mehra, 1950

Subsuperfamilia *Prohemistomatoinea* nov.

Familia *Prohemistomatidae* (Dubois, 1938) Sudarikov, 1961

Subfamilia *Prohemistomatinae* Lutz, 1935

Subfamilia *Prosostephaninae* Szidat, 1936

Subfamilia *Szidatinae* Dubois, 1938

Familia *Brauninidae* Bosma, 1931

Subfamilia *Braunininae* Wolf, 1903

### C. Considérations sur les taxons subordonnés

I. Les *Strigeata* se divisent en deux superfamilles: les *Strigeoidea*, munis d'une bourse copulatrice, et les *Cyathocotyloidea*, qui possèdent une poche du cirre. Chez les premiers, le système excréteur de la cercaire comprend 2 troncs collecteurs latéraux, remontant jusqu'au niveau de la ventouse ventrale, où ils se divisent en un canal antérieur et un canal postérieur, avec ou sans commissure pré- ou postacétabulaire. Chez les seconds, ce système se compose de 4 troncs collecteurs latéraux: deux externes, réunis par une commissure postpharyngienne, — d'où se détache, à gauche et à droite, un canal récurrent avec branches antérieure et postérieure, — et deux internes, convergeant et confluant en un canal médian qui rejoint cette commissure en son milieu. Les cellules glandulaires de pénétration sont pré, para- ou postacétabulaires chez les cercaires de *Strigeoidea*; elles sont céphaliques (au niveau de l'organe antérieur et du pharynx) chez les *Cyathocotyloidea*.

II. Les subsuperfamilles se définissent essentiellement par la forme du segment antérieur et l'habitus de l'organe tribocytique.

Les *Strigeoinea* (« Holostomes » auct.) ont un segment antérieur cupuliforme, se fixant à la muqueuse comme une ventouse et abritant un organe tribocytique bilabié, qui surgit du fond de la coupe. Leur métacercaire est du type *Tetracotyle*.

Chez les *Diplostomatoinea* (« Diplostomes » et « Hémistomes » auct.), l'organe tribocytique a l'aspect massif d'un champignon ou d'une langue, saillant à la face ventrale du segment antérieur cochléariforme, spathacé ou spatulé. Leur métacercaire est du type *Diplostomulum*.

Le segment antérieur des *Bolbocephalodoinea* est bulbiforme, massif, développé à sa base en un bourrelet cupuliforme; il s'enfonce entièrement, comme un rostre,

dans la muqueuse de l'hôte, — ce qui explique l'absence de ventouse buccale et l'atrophie du tube digestif, réduit à un pharynx vestigial. L'organe tribocytique se développe en forme de lobe ventral, allongé transversalement et partiellement abrité dans la concavité du bourrelet basal. Leur métacercaire est inconnue.

Chez les *Cyathocotyloinea*, le corps est généralement indivis, massif, ovoïde ou piriforme; l'organe tribocytique apparaît extrêmement développé, cyathoïde et creusé d'une profonde cavité, s'élevant comme un cratère sur la face ventrale fortement saillante (*Cyathocotyle*) ou, au contraire, plus ou moins excavée (*Holostephanus*).

Les *Prohemistomatoinea* ont un corps ovale ou linguiforme, plan antérieurement et plus ou moins concave ventralement, parfois indivis mais le plus souvent indistinctement ou même distinctement bisegmenté, avec segment antérieur diplostomoïde ou marsupioïde, presque toujours plus grand que la partie postérieure appendiculaire. L'organe tribocytique présente un développement très variable: petit ou moyen, il reste confiné en arrière de la ventouse ventrale et s'ouvre par une fente médiane (*Mesostephanus*); massif et hypertrophié, il peut s'avancer jusqu'au niveau du pharynx (*Prosostephanus*)<sup>1</sup>.

III. Sur le plan des familles, il faut opposer nettement les *Diplostomatidae*' parasites d'Oiseaux et de Mammifères, aux *Proterodiplostomatidae* qui constituent un groupe primitif, inféodé aux Reptiles et caractérisé par la possession d'une paraprostate (glande prostatique indépendante du conduit génital mâle, par rapport auquel elle est toujours située dorsalement; elle est constituée par un réservoir tubulaire ou sacciforme, plus ou moins musculéux, entouré de cellules qui y déversent leur sécrétion et prolongé par un canal efférent).

Par contre, ce ne sont que des caractères morphologiques qui permettent de distinguer les *Prohemistomatidae* des *Brauninidae*, — ces derniers, parasites de Mammifères marins (Delphinidés), ayant un corps utrifforme par le fait du grand développement du repli ventral latéro-postérieur, qui constitue une sorte de « manteau » enveloppant complètement l'organe tribocytique hypertrophié, cordiforme et massif (englobant la totalité des glandes génitales et l'utérus), et s'ouvrant à l'extrémité antérieure pour permettre la fixation du Ver.

IV. L'extension des vitellogènes dans les deux segments du corps ou leur confinement soit dans le segment antérieur, soit dans le segment postérieur, permettent la subdivision des *Strigeidae*, des *Diplostomatidae* et des *Proterodiplostomatidae* en sous-familles et en tribus. Cette distribution est d'autant plus importante à considérer pour les deux premières familles notamment, qu'elle

<sup>1</sup> L'étymologie de ces deux noms génériques fait allusion à la disposition des follicules vitellogènes en une couronne (en grec *stéphanos*) qui entoure la base de l'organe tribocytique, sans dépasser le niveau acétabulaire, ou se développe largement à son intérieur, jusqu'au voisinage de la ventouse buccale (LUTZ 1935).

enregistre pour ainsi dire dynamiquement les tendances adaptatives des parasites vis-à-vis de leurs hôtes. De plus, on peut généralement constater une relation entre ce caractère anatomo-topographique et les modifications corrélatives que subit l'organe tribocytique. C'est pourquoi il nous semble possible d'établir pour ces Helminthes une *systématique biologique* fondée essentiellement sur la combinaison des caractères morphologiques dont il vient d'être question et des données statistiques relatives à la spécificité parasitaire.

Les *Strigeidae* et les *Diplostomatidae* sont inféodés aux deux classes de Vertébrés supérieurs. Les uns et les autres se sont adaptés aux Oiseaux et aux Mammifères. Les genres avicoles constituent les sous-familles *Strigeinae* et *Diplostomatinae*, caractérisées soit par une répartition des follicules vitellogènes dans les deux segments du corps (*Strigeini* et *Diplostomatini*), soit par leur retrait ou la tendance à la concentration dans le segment postérieur (*Cotylurini* et *Crassiphialini*). Dans tous les cas, l'organe tribocytique a un habitus normal.

Les *Strigeini*, dont les vitellogènes sont répartis dans les deux segments du corps, sont des parasites habituels de *Strigiformes* et de *Caprimulgi*, de *Falconiformes* et de *Ciconiiformes*, de *Passeriformes*, et plus rarement de *Coracii*, de *Cariamae* et de *Cuculi*; ils sont parasites secondaires d'*Anseres*, de *Lari* et de *Charadrii*, ou parasites occasionnels de *Galli* et de *Columbae*.

Les *Cotylurini*, dont les follicules sont confinés dans le segment postérieur ou tendent à l'être, sont adaptés essentiellement aux Oiseaux nageurs (*Anseres*, *Lari*, *Alcae*, *Colymbiformes*, *Podicipitiformes*, *Pelecaniformes* et *Sphenisciformes*) et aux Echassiers de marais et de rivages (*Charadrii* et *Ralloidea*); ils ne se trouvent que rarement chez les *Falconiformes* et les *Ciconiiformes*, occasionnellement chez les *Galli* et les *Columbae*.

Ainsi, l'évolution de ces deux tribus semble bien orientée par leur adaptation à deux groupes d'Oiseaux éthologiquement différents.

Si les *Diplostomatini*, avec leurs nombreux genres et espèces à glandes vitellogènes toujours réparties dans les deux segments du corps, sont tributaires de la plupart des Oiseaux, les *Crassiphialini*, caractérisés par la tendance au confinement de ces glandes dans le segment postérieur, s'inféodent essentiellement aux *Alcedines* et aux *Charadrii*; ils constituent donc un groupe très spécialisé<sup>1</sup>.

<sup>1</sup> Distincte de ce groupe, la tribu des *Codonocephalini* Sudarikov, 1959, à vitellogènes confinés aussi dans le segment postérieur, ne comprend que le genre monotypique *Codonocephalus* Diesing, dont l'espèce *urniger* (Rudolphi, 1819) [syn. *C. mutabilis* Dies.], encapsulée chez des Grenouilles au stade métacercaire, représente en réalité un adulte immature. Une élévation de température suffit à en déclencher l'activité génitale (DOLLFUS, TIMON-DAVID et REBECQ 1956). L'hôte final est un Ardéidé.

Par suite d'un phénomène de convergence, *Codonocephalus urniger* (Rud.) a toujours été considéré comme un Strigéiné, dont le cycle devait comprendre un stade *Tetracotyle* (DOLLFUS et PATAY 1956). Or, K. NIEWIADOMSKA (1964) affirme qu'un tel stade ne se trouve pas dans son développement ontogénique. Contrairement à l'opinion des auteurs français, nous pensons que ce Ver doit être rattaché aux *Diplostomatinae* pour les raisons suivantes:

Quant aux Strigéides et aux Diplostomes inféodés aux Mammifères, ils appartiennent respectivement aux sous-familles des *Duboisellinae* et des *Alariinae*. On constate chez l'une comme chez l'autre que les follicules vitellogènes tendent à se retirer du segment postérieur pour s'accumuler dans le segment antérieur et surtout dans l'organe tribocytique qui, de ce fait, subit un allongement ou un élargissement souvent considérable chez les formes les plus évoluées. L'hypertrophie de cet organe retentit sur l'habitus du segment antérieur qui devient tubuliforme chez *Duboisella* Baer, spathacé chez *Alaria* Schrank, marsupiforme et très allongé chez *Procyotrema* Harkema et Miller, élargi et subcordiforme chez *Pharyngostomum* Ciurea.

Il est vrai, et H. R. MEHRA (1950) l'a admis, que cette relation entre un caractère anatomo-topographique, tel que la distribution des vitellogènes dans les segments du corps, et le caractère biologique d'adaptation à des hôtes spécifiques (spécificité néogénique) a sa valeur dans l'établissement des rapports entre les catégories inférieures du groupe-famille. Dans le détail, en ce qui concerne de plus petites subdivisions, elle doit aussi être interprétée, à notre avis, dans la perspective de cette systématique biologique dont nous parlions, si l'on accepte le compromis inévitable entre les deux modes de classier: celui qui prend comme critère le type d'organisation (classification horizontale ou statique) et celui qui recherche l'unité taxonomique dans le phylum (classification verticale ou phylétique).

Tel est le cas des « lignées évolutives », dont l'origine et le développement peuvent être précisés grâce à l'existence de formes transitionnelles. On en suivra deux chez les Alariens. La première, dite « fibricolienne », se dessine à partir d'une souche néodiplostomienne. Les espèces qui la jalonnent (*Fibricola sarcophilus* Sandars, *F. lucidus* (La Rue et Bosma), *F. intermedius* (Pe arson), *F. cratera* (Barker et Noll) = *texensis* Chandler, *F. minor* Dubois et *F. caballeroi* Zerecero), toutes inféodées à des Mammifères, manifestent les progrès d'une migration des follicules vitellogènes dans le segment antérieur, — les dernières espèces marquant le terme d'une évolution qui se traduit au surplus par le raccourcissement du segment postérieur et un élargissement du segment antérieur.

Malgré l'affirmation progressive du caractère alarien des formes de cette série, on constate une constance dans la morphologie des cercaires, — celles de *Neodiplostomum* étant à peu de chose près semblables à celles de *Fibricola*. Le

1° La métacercare est d'un type voisin de *Diplostomulum* Brandes; elle ne possède pas de fosses adhésives latérales (« seitlichen Haftgruben », SZIDAT 1929 *sensu*), propres au *Tetracotyle*;

2° Les canalicules connecteurs (« Ansatzstücken » ODENING *sensu*) du système excréteur de la cercare et de la métacercare sont visiblement revêtus de trois aires ciliées motrices (« Treibwimperflammen », cf. ODENING 1964, p. 740);

3° L'organe tribocytique, de structure quelque peu aberrante, se rapproche de celui des Diplostomes, étant constitué par un bourrelet ovoïde et lobé de la paroi dorsale du segment antérieur, déterminé par un gros amas cellulaire, et creusé d'une cavité en forme de fente longitudinale découpée par des incisions latérales.

système excréteur cercarial, en particulier, est identique dans les deux genres:  $2 [3+2+(1)] = 12$  protonéphridies. Cette similitude, ce cheminement rectiligne des formes larvaires contrastent avec le virage qu'ont pris les adultes. Aussi ODENING (1965) a-t-il considéré *Fibricola* comme un sous-genre de *Neodiplostomum*<sup>1</sup>. Nous pensons cependant que l'adaptation de toute la lignée aux Mammifères, corrélative à la tendance au confinement des vitellogènes dans le segment antérieur, justifie la position de *Fibricola* parmi les *Alariinae*. De fait, les derniers termes de la série (*cratera*, *minor* et *caballeroi*) répondent de plein droit au statut réel de cette sous-famille, sans référence à l'origine sérielle et au même titre que les genres d'Alariens dont les vitellogènes se sont entièrement retirés dans le segment antérieur (*vide infra*).

La seconde lignée évolutive, dite « paralarienne », est jalonnée par des parasites néotropicaux de Loutres; son origine est manifestement diplostomienne (présence de pseudo-ventouses). Elle comprend les deux représentants de l'ancien genre *Enhydridiplostomum* Dubois (*E. alarioides* (Dubois) et *E. fosteri* (McIntosh)), devenu synonyme du sous-genre *Paralaria* Krause, et dont CHANDLER et RAUSCH (1946) ont envisagé l'extension jusqu'aux limites d'un « complexe » englobant *Alaria clathrata* (Diesing) et *A. pseudoclathrata* (Krause). Dans cette série, le retrait des vitellogènes suit le déplacement de l'ovaire vers la constriction intersegmentaire, déterminé lui-même par le raccourcissement du segment postérieur au profit de l'antérieur, où l'organe tribocytique peut s'allonger ou s'hypertrophier corrélativement. Les testicules sont trilobés postérieurement, et leurs lobes latéraux peuvent se diviser en lobule dorsal et lobule ventral.

En résumé, ces deux lignées illustrent l'évolution générale des *Alariinae*, qui se traduit statistiquement et dynamiquement par leur inféodation aux Mammifères (spécificité de fait) et par la tendance de tous les taxons au confinement des vitellogènes dans le segment antérieur. Plusieurs d'entre eux (sous-genre *Alaria* Schrank, genres *Cynodiplostomum* Dubois, *Pharyngostomum* Ciurea, *Pharyngostomoides* Harkema, *Procyotrema* Harkema et Miller) et toutes leurs espèces ont réalisé jusqu'à son terme cette évolution tendancielle.

<sup>1</sup> L'origine de cette lignée nous amène à considérer, avec MEHRA (1950), le genre *Neodiplostomum* comme l'un des représentants les plus primitifs de la famille des Diplostomidés, et par conséquent l'un des moins spécialisés, susceptible encore de radiations évolutives. On peut ainsi s'expliquer l'adaptation d'une de ses espèces, *Neodiplostomum tamarini* Dubois, à un Platyrrhinien Callitrichidé de la jungle amazonienne supérieure, le Tamarin ou *Leontocebus nigricollis* (Spix). Il s'agit de la première découverte d'un Néodiplostome chez des Primates par G. E. Cosgrove (11 cas d'infestation). Cette inféodation constitue une exception notable parmi les données statistiques sur lesquelles se fonde la spécificité parasitaire, car la répartition des follicules vitellogènes chez *N. tamarini* est bien du type néodiplostomien. Cependant il est important de noter, à propos de cette espèce erratique, que la forme presque trilobée du testicule postérieur l'apparente aux Alariens du sous-genre *Paralaria* Krause, dont il sera question ci-après. Il faut donc en conclure que le Néodiplostome du Tamarin est marqué à cet endroit par son inféodation à un Mammifère et qu'il se distingue par ce caractère « déviationniste » de toutes les espèces congénériques, chez lesquelles la seconde gonade mâle est bilobée.

Cette conception qui admet une dérivation des Alariens à partir des Diplostomes, cherche à se rapprocher d'une classification naturelle. Elle a pourtant suscité des objections sur la manière de concevoir le statut des *Alariinae*: CHANDLER et RAUSCH (1946), BEVERLEY-BURTON (1960), SAWYER (1961) ont proposé la suppression pure et simple de cette sous-famille, tandis que HARRIS, HARKEMA et MILLER (1967) ont fait remarquer qu'elle pouvait être maintenue en raison de l'existence du stade larvaire mésocercaire, reconnu dans le cycle vital de plusieurs espèces d'*Alaria*, de *Procyotrema marsupiformis* Harkema et Miller, et de *Pharyngostomoides procyonis* Harkema<sup>1</sup>. Cette remarque nous paraît importante.

Pour notre part, nous pensons qu'un système de définitions rigoureuses, établies par référence à des attributs « statiques », s'accorde difficilement avec une interprétation du mouvement évolutif. Il faut rechercher une concordance entre la réalité de l'évolution et le schéma taxonomique. C'est pourquoi nous croyons que les taxons ne doivent plus être essentiellement ou exclusivement définis par la possession de certains caractères, mais par leur *tendance* à les accentuer. Il nous paraît donc justifié d'avoir recours à des définitions « dynamiques », impliquant une composante biologique et même ontogénique, et exprimant ce que chaque tendance vise à obtenir.

Pour les *Proterodiplostomatidae*, parasites de Reptiles, il est difficile de dégager une signification évolutive de la distribution des vitellogènes, qui, dans les taxons subordonnés, inféodés aux Crocodiliens et aux Chéloniens, reproduit exactement celle des *Diplostomatidae*. Dans la tribu des *Proterodiplostomatini*, les follicules sont répartis dans les deux segments du corps; dans celle des *Massoprostatini*, ils sont confinés dans le segment postérieur. Par contre, chez les *Polycotylinae*, qui représentent un ensemble plus évolué (l'ovaire, dans sa migration en avant, ayant atteint le niveau intersegmentaire), ils sont déplacés dans le segment antérieur. Ce dernier groupe possède quelques genres et espèces de la région sonoriennne, parasites d'*Alligator mississippiensis* (Daud.).

Contrairement aux *Proterodiplostomatidi*, hébergés par des Crocodiliens et des Chéloniens, et dont l'organe tribocytique, petit ou moyen, a une ouverture

<sup>1</sup> HARRIS, HARKEMA et MILLER (*op. cit.*) concluent d'une étude sur le Diplostome de l'Opossum décrit par CHANDLER, à la suppression du genre *Didelphodiplostomum* Dubois comme synonyme de *Diplostomum* von Nordmann. Nous révoquons leurs arguments pour les raisons suivantes:

1° les vitellogènes sont nettement prépondérants dans le segment antérieur du corps;

2° la cercaire de *Didelphodiplostomum variable* (Chandler) a 4 cellules glandulaires pré-acétabulaires (celles des vrais Diplostomes sont postacétabulaires); son système excréteur diffère de celui du sous-genre *Diplostomum* par les connexions des 16 flammes vibratiles avec les canaux collecteurs (voir formules, p. 679-680); par contre, il présente une grande ressemblance avec celui du sous-genre *Tylodelphys* Dies.;

3° La métacercaire possède un système excréteur typiquement dichotomique (celui des Diplostomes étant plutôt ordonné par le groupement en triades des protonéphridies). De plus, cette larve se confine dans les cavités péricardique et coelomique d'Urodèles (et non pas dans l'œil, le cerveau, la moelle épinière ou le canal rachidien de Poissons ou d'Anoures).

bordée de papilles, les *Ophiodiplostomatidi*, peu nombreux et inféodés aux Colubridés, possèdent généralement un organe tribocytique d'assez grandes dimensions, sans papilles. La tribu des *Ophiodiplostomatini* groupe des parasites néotropicaux (Brésil), à vitellogènes répartis dans les deux segments du corps, tandis que la sous-famille des *Proalarioidinae* réunit les parasites asiatiques (Japon, Corée, Inde), à follicules confinés dans le segment antérieur. Actuellement, on ne connaît pas de genres caractérisés par le confinement des vitellogènes dans le segment postérieur.

V. La présence ou l'absence de pharynx, de pseudo-ventouses et d'auricules constituent des indices génériques importants, mais la caractérisation des genres et des sous-genres de *Strigeoidea* repose le plus souvent sur des particularités de l'appareil reproducteur, de la bourse copulatrice en particulier. Cet organe peut renfermer un cône génital, comme dans les genres *Strigea* Abildgaard, *Parastrigea* Szidat, *Apharyngostrigea* Ciurea, *Chabaustrigea* Sudarikov, *Ophiosoma* Szidat, *Apatemon* Szidat, *Cardiocephaloides* Sudarikov (syn. *Cardiocephalus* Szidat), *Nematostrigea* Sandground et *Schwartzitrema* Pérez Vigueras, qui appartiennent tous aux *Strigeinae*; dans les sous-genres *Tylodelphys* Diesing, *Adenodiplostomum* Dubois, *Dolichorchis* Dubois et *Conodiplostomum* Dubois, ainsi que dans le genre *Neoharvardia* R. Gupta, parmi les *Diplostomatini*; dans les genres *Crassiphiala* Van Haitsma, *Pseudodiplostomum* Yamaguti, *Uvulifer* Yamaguti et *Subuvulifer* Dubois, de la tribu des *Crassiphialini*. Cette bourse peut abriter un bulbe génital exsertile (*Cotylurus* Szidat, *Bolbophorus* Dubois) ou contenir une ventouse atriale (*Cercocotyia* Yamaguti, *Scolopacitrema* Sudarikov et Rykovsky) ou encore développer un repli prépuce entourant ventro-latéralement le cône génital (*Uvulifer* Yamaguti et *Subuvulifer* Dubois). La bourse copulatrice est exsertile, se dévaginant comme une cloche dans les genres *Posthodiplostomum* Dubois, *Posthodiplostomoides* M. O. Williams et *Ornithodiplostomum* Dubois, tandis que ses parois, à l'état de rétraction, constituent un prépuce entourant le cône génital.

En plus des caractères relatifs à la bourse copulatrice, la position et la forme des testicules permettent de définir certains genres: tandis que ces organes sont généralement situés en tandem, on les trouve placés l'un à côté de l'autre chez quelques Alariens (*Pharyngostomum* Ciurea, *Pharyngostomoides* Harkema et *Procyotrema* Harkema et Miller). Quant à la forme, ceux de *Bolbophorus* Dubois sont sinueux comme des circonvolutions; le testicule postérieur des représentants du genre *Posthodiplostomum* Dubois apparaît réniforme ou cordiforme, à hile ou échancrure antérieure; celui du sous-genre *Dolichorchis* Dubois est typiquement bilobé, à lobes plus ou moins allongés caudalement, réunis par un isthme dorsal et généralement antérieur. Les testicules du sous-genre *Alaria* Schrank sont multilobés ou simplement bilobés (le premier étant asymétrique), tandis que

ceux du sous-genre *Paralaria* Krause sont trilobés postérieurement (les lobes latéraux pouvant être subdivisés en lobules dorsal et ventral). Dans le sous-genre *Neodiplostomum* Railliet, le testicule antérieur est asymétriquement développé, alors qu'il est bilobé dans le sous-genre *Conodiplostomum* Dubois.

L'orientation des testicules trilobés permet d'opposer deux genres de *Cotylurini* créés par SZIDAT (1928), *Apatemon* et *Cotylurus*. Chez le premier, les lobes de ces organes sont tournés vers l'avant, plus ou moins obliquement; chez le second, ils sont dirigés en arrière.

Le genre *Apatemon* a été divisé en considérant à la fois des caractères morphologiques et ontogéniques (DUBOIS 1968). Les représentants du sous-genre *Apatemon* Szidat ont un cône génital peu développé, non ou peu délimité du parenchyme et traversé par un canal hermaphrodite étroit, rectiligne et à peine musculéux. Leurs cercaires ont un tube digestif rudimentaire, en forme de saccule plus ou moins bilobé, représentant l'ébauche des caeca; le système excréteur comprend 10 protonéphridies. Leurs métacercaires se développent dans des Poissons. Au contraire, les espèces du sous-genre *Australapatemon* Sudarikov sont caractérisées par un cône génital moyen à grand, bien délimité du parenchyme par sa propre musculature, traversé par un canal hermaphrodite assez large, musculéux, plissé transversalement et parfois tortueux. Les cercaires ont un tube digestif terminé par deux caeca; leur système excréteur comprend 14 protonéphridies. Les métacercaires se développent dans des Sangsues.

Le genre *Cotylurus* a été également divisé en deux sous-genres par ODENING (1969), après la réalisation du cycle vital de *C. platycephalus* (Creplin). C'est aussi en se basant sur des considérations d'ordre morphologique et ontogénique que cet auteur a opposé les deux taxons subgénériques. Dans le sous-genre *Cotylurus*, les testicules ont des lobes simples, entiers; les cercaires ont deux paires de cellules glandulaires de pénétration préacétabulaires, et les quatre protonéphridies du tronc caudal se trouvent au voisinage de son extrémité proximale; les métacercaires sont hébergées par des Gastéropodes et des Hirudinées. Au contraire, chez les représentants du sous-genre *Ichthyocotylurus*, les lobes testiculaires sont lobulés et parfois même multilobulés; les cercaires auraient deux paires de cellules glandulaires de pénétration postacétabulaires<sup>1</sup>, et les quatre protonéphridies du

<sup>1</sup> VAN HAITSMAN (1930) avait réalisé partiellement le cycle vital d'un *Cotylurus* parasite de la bourse de Fabricius du Goeland argenté (actuellement *Cotylurus platycephalus communis* (Hughes, 1928)). Il crut en obtenir la cercaire, qu'il décrit sous le nom de « Cercaria of *Cotylurus michiganensis* (La Rue) » — combinaison mort-née, dénoncée par LA RUE lui-même (1932) — en exposant aux miracidia deux *Lymnaea emarginata angulata* Sowerby, déjà contaminées par les altrices d'un Diplostome dont la larve est *Cercaria emarginatae* Cort, 1917. Celle-ci possède 6 cellules glandulaires de pénétration postacétabulaires. L'exactitude de ces résultats avait été mise en doute par SZIDAT (1931), mais les expériences d'infestation d'OLIVIER et CORT (1942) les réfutèrent définitivement, en démontrant que *Cercaria emarginatae* pénètre dans des Perches (*Perca flavescens* (Mitch.)) et se développe dans les yeux (rétine) en un *Diplostomulum* typique, tandis que la métacercaire de *Cotylurus communis* est un *Tetracotyle* enkysté, qui se rencontre principalement autour du cœur des Poissons.

tronc caudal seraient échelonnées sur les deux premiers tiers de celui-ci; les métacercaires sont hébergées par des Poissons.

Chez les *Proterodiplostomatidae*, les connexions des conduits génitaux sont importantes à considérer dans la définition des genres et dans leurs groupements en taxons sous-familiaux.

Dans les deux principaux genres de *Proterodiplostomatini* (*Proterodiplostomum* Dubois, néotropical, et *Pseudoneodiplostomum* Dubois, des régions éthiopienne et orientale), la paraprostate et le canal éjaculateur convergent pour traverser le cône génital, — l'utérus débouchant séparément à la base de ce cône.

Chez les *Polycotylineae*, il faut distinguer d'une part les genres néotropicaux (*Cystodiplostomum* Dubois, *Herpetodiplostomum* Dubois (syn. *Cheloniodiplostomum* Sudarikov), *Paradiplostomum* La Rue et *Prolecithodiplostomum* Dubois), chez lesquels l'utérus et le canal éjaculateur convergent pour déboucher immédiatement et le plus souvent sur la génératrice du cône génital, — la paraprostate occupant l'axe de ce dernier et s'ouvrant à son sommet; d'autre part les genres localisés dans la région sonoriennne (*Polycotyle* Willemoes-Suhm, *Crocodilicola* Poche et *Pseudocrocodilicola* Byrd et Reiber), tous inféodés à l'Alligator du Mississippi et dont les trois conduits tendent à confluer à la base du cône génital pour constituer un canal commun qui en traverse l'axe et débouche au sommet, — le canal éjaculateur ayant abordé primitivement la paraprostate à son pôle pour dériver par degrés sur sa génératrice, jusqu'à la rencontre de l'utérus à l'extrémité distale de la glande (cf. DUBOIS 1944, p. 75, diagramme 2). Cette même structure s'observe dans le genre *Archaeodiplostomum* Dubois, également parasite de l'Alligator en Floride et en Géorgie, qu'en raison de la distribution des vitellogènes dans les deux segments du corps, on a de prime abord placé parmi les Protérodiplostominés. Cette analogie structurale justifierait plutôt son rattachement aux *Polycotylineae*, dont il représenterait une forme primitive, dans laquelle le retrait des follicules n'aurait que débuté. (Le dernier quart du segment postérieur en est libéré, et l'ovaire est encore distant de la limite intersegmentaire, terme de sa migration chez les formes évoluées.)

Les connexions des conduits génitaux n'ont pas été observées avec précision chez les *Ophiodiplostomatidi*, sauf chez *Proalarioides* Yamaguti, où le canal éjaculateur et l'utérus traversent un « bulbe musculéux » avant de confluer dans le cône génital<sup>1</sup>.

Quant à la caractérisation des genres de *Cyathocotyloidea*, elle ne fait appel, pour l'instant, qu'à des indices morphologiques que H. R. MEHRA (1943, 1947) a codifiés dans ses diagnoses et ses clés de détermination (cf. DUBOIS 1951). Dans la sous-famille des *Cyathocotylineae*, les deux taxons principaux, *Cyathocotyle*

<sup>1</sup> Ces connexions ont été observées par J. T. PARK (1940) chez *Proalarioides kobayashii* Park [Corée], qui peut être considéré comme synonyme de *P. serpentis* Yamaguti [Japon]. (Longueur 2-4 mm, d'après FISCHTHAL et KUNTZ 1967.)

Mühling (syn. *Paracyathocotyle* Szidat) et *Holostephanus* Szidat (syn. *Cyathocotylodes* Szidat), ont le corps indivis: chez le premier, il est massif, sans concavité, à face ventrale surélevée en un organe tribocytique cyathoïde de grandes dimensions et creusé en cratère; chez le second, il est déprimé ou excavé ventralement en forme de poche ou de bourse encerclant un organe tribocytique petit ou moyen, creusé d'une cavité centrale. La position de l'ovaire par rapport aux testicules, qu'on a cherché à définir pour chacun des deux genres, est éminemment variable en raison de la plasticité du parenchyme; on peut remarquer cependant qu'elle est généralement prétesticulaire (ou en opposition au testicule antérieur) chez *Holostephanus*, intertesticulaire (ou parfois posttesticulaire) chez *Cyathocotyle*. Dans le genre *Pseudhemistomum* Szidat, le corps est bisegmenté, à segment antérieur foliiforme, comparable à celui des Diplostomes, et à segment postérieur court, peu développé.

SUDARIKOV (1961) a rattaché aux *Cyathocotylinae* le genre *Duboisia* Szidat, dont les deux représentants, *D. syriaca* (Dubois) et *D. skrjabini* Sudarikov et Oshmarin, respectivement parasites de *Ciconia ciconia* (L.) et d'*Alcedo atthis ispida* L., ont un grand organe tribocytique enfoui dans une profonde cavité marsupiforme et envahi par les vitellogènes. Les testicules sont situés côte à côte ou opposés obliquement dans la seconde moitié du corps. Ces Vers possèdent l'un comme l'autre un sphincter vaginal <sup>1</sup>.

Dans la sous-famille des *Prohemistomatinae* deux genres importants ont été plus ou moins confondus: *Prohemistomum* Odhner et *Mesostephanus* Lutz (syn. *Gelanocotyle* Sudarikov). H. R. MEHRA (1947) les caractérisait respectivement par l'absence ou la présence d'un petit appendice caudal. En réalité, c'est l'absence ou la présence d'un sphincter vaginal qui permet une discrimination effective. Un troisième genre, *Paracoenogonimus* Katsurada (syn. *Linstowiella* Szidat), diffère de *Prohemistomum* notamment par sa cercaire privée de ventouse ventrale et de replis natatoires sur les fourchons. La poche du cirre de l'adulte est relativement petite ou plus ou moins réduite (?) à une vésicule séminale.

La sous-famille des *Prosostephaninae* réunit des genres inféodés aux trois classes d'Amniotes et caractérisés d'une part par leur organe tribocytique massif, sans ouverture, dans lequel s'accumulent les follicules vitellogènes, d'autre part par la position en tandem des testicules. L'organe tribocytique est très grand et comme enchassé dans la cavité ventrale du corps chez *Prosostephanus* Lutz <sup>2</sup> (syn. *Travassosella* Faust et Tang), taxon inféodé aux Mammifères et duquel SUDARIKOV (1961) a détaché, peut-être sans raison valable, l'espèce que FAUST

<sup>1</sup> Le sphincter de *Duboisia syriaca* a été signalé dans la description originale. Il mesure 110  $\mu$  de diamètre chez l'holotype.

<sup>2</sup> Le type générique, *Prosostephanus industrius* (Tubangui), possède une petite ventouse ventrale, contrairement à l'indication que SUDARIKOV donne dans sa clé de détermination (1961, p. 390).

et TANG (1938) avaient décrite sous le nom de *P. parvoviparus*, pour en faire le type du genre *Tangiella*. Celui-ci serait caractérisé par la cavité marsupiforme qui s'est creusée à la face ventrale du corps et au fond de laquelle s'abrite un organe tribocytique de moyennes dimensions. Cet organe est également moins développé chez *Neogogatea* Chandler et Rausch, dont les deux représentants (*bubonis* et *pandionis*)<sup>1</sup> sont inféodés aux Oiseaux, et chez *Serpentostephanus* Sudarikov, dont le générotype, *S. natricis* (Dubois), est parasite de *Natrix maura* (L.). Chez le premier des deux genres, l'organe tribocytique est linguiforme; chez le second, il est discoïde.

Les *Szidatinae* réunissent les parasites de Colubridés, à corps allongé, linguiforme et bisegmenté, et dont le segment postérieur relativement bien développé renferme tout ou partie des glandes génitales. Ce sont les formes les plus primitives de la superfamille.

On peut douter de l'efficacité de certains critères utilisés dans la classification des *Cyathocotyloidea* et dont le choix apparaîtra peut-être arbitraire, car dans l'évolution de cette superfamille des phénomènes de convergence sont probablement à l'origine de rapprochements taxonomiques, que pourrait bien infirmer l'étude expérimentale des cycles vitaux. (Ainsi pour les genres *Duboisia* Szidat, *Muhlingina* Mehra, *Prosostephanus* Lutz et *Braunina* Heider.)

VI. Pour compléter les diagnoses génériques ou subgénériques, on se référera encore aux caractères morphologiques larvaires, en particulier à la structure du système protonéphridial des cercaires et à la disposition des cellules glandulaires de pénétration<sup>2</sup>:

	<i>Formules du système excréteur</i>	<i>Cellules glandulaires</i>
<i>Strigea</i>	2 [(1+1)+(1+1+(1))] = 10	2 [4 po] = 8
<i>Parastrigea</i>	2 [(1+1)+(1+1+(1))] = 10	2 [7 po] = 14
<i>Apharyngostrigea</i>	2 [(2+2)+(2+2+(2))] = 20	2 [4 ou 7 pe] = 8 ou 14
s.-g. <i>Apatemon</i>	2 [(1+1)+(1+1+(1))] = 10	2 [4 po] = 8
s.-g. <i>Australapatemon</i>	2 [(1+1)+(2+2+(1))] = 14	2 [4 pa ou po] = 8
<i>Cotylurus</i>	2 [(2+2)+(2+2+(2))] = 20	2 [2 pr ou po] = 4
<i>Bolbophorus</i>	2 [(2+2)+(2+2+(2))] = 20	2 [1 pr+2 po] = 6 <sup>3</sup>
s.-g. <i>Diplostomum</i>	2 [(2+1)+(2+1+(2))] = 16	2 [2 po] = 4
s.-g. <i>Tylodelphys</i>	2 [(2+2)+(2+(2))] = 16	2 [2 pr] = 4
s.-g. <i>Austrodiplostomum</i>	2 [(1+1)+(1+1+(1))] = 10	2 [1 pr+1 pa] = 4
<i>Hysteromorpha</i>	2 [(2+2)+(2+2+(2))] = 20	2 [1 pr+1 pa] = 4
<i>Neodiplostomum</i>	2 [(1+1+1)+(1+1+(1))] = 12	2 [2 pr] = 4

<sup>1</sup> Une troisième espèce, *Neogogatea kentuckiensis* (Cable), a été obtenue expérimentalement chez des poussins. Elle pourrait s'identifier avec *N. pandionis* Chandler et Rausch.

<sup>2</sup> pa = para-, pe = péri-, po = post-, pr = préacétabulaires.

<sup>3</sup> Chez l'espèce-type.

<i>Posthodiplostomum</i>	$2 [(2+2)+(2+2+(2))] = 20$	$2 [1 \text{ pr} + 2 \text{ po}] = 6$
<i>Codonocephalus</i>	$2 [(2+2+2)+(2+2+(2))] = 24$	$2 [2 \text{ pr}] = 4$
<i>Alaria</i>	$2 [(2+2+2)+(2+2+(2))] = 24$	$2 [2 \text{ pr ou pa}] = 4$
<i>Didelphodiplostomum</i>	$2 [(2+2)+(2+(2))] = 16$	$2 [2 \text{ pr}] = 4$
<i>Fibricola</i>	$2 [(1+1+1)+(1+1+(1))] = 12$	$2 [2 \text{ pr}] = 4$
<i>Pharyngostomum</i>	$2 [(1+1)+(1+1+(1))] = 10$	$2 [2 \text{ pr}] = 4$

Chez les *Cyathocotyloidea*, la différenciation des taxons est plus malaisée, puisque les cercaires des genres *Mesostephanus* Lutz, *Paracoenogonimus* Katsurada, *Neogogatea* Chandler et Rausch, et *Prosostephanus* Lutz ont la même formule:  $2 [(3+3+3)+(3+3+(3))] = 36^1$ .

### RÉSUMÉ

A. Une définition limitative est proposée pour l'ordre des *Strigeida*, dont le domaine est restreint aux subdivisions A I, II et III de la classification de G. R. LA RUE (1957); celles-ci comprennent les *Strigeata* La Rue, 1926, les *Clinostomata(ta)* Allison, 1943 et les *Schistosomata(ta)* La Rue, 1926.

B. Le sous-ordre des *Strigeata* est présenté dans sa distribution systématique actuelle.

C. Suivent des considérations sur les taxons subordonnés: superfamilles (I), subsuperfamilles (II), familles (III), sous-familles et tribus (IV), genres et sous-genres (V).

La hiérarchie dans le groupe-famille répond à une systématique biologique, fondée essentiellement sur la combinaison de caractères morphologiques et de données statistiques relatives à la spécificité parasitaire. Les taxons ne sont plus exclusivement définis par la possession de certains caractères, mais par leur tendance à les accentuer. Il paraît donc justifié d'avoir recours à des définitions « dynamiques », impliquant une composante biologique et même ontogénique.

### ZUSAMMENFASSUNG

A. Für die Ordnung der *Strigeida* wird eine einschränkende Definition vorgeschlagen, die sich auf die Unterteilungen A I, II und III der Klassifikation von G. R. LA RUE (1957) beschränkt: diese umfassen die *Strigeata* La Rue, 1926, die *Clinostomata(ta)* Allison, 1943 und die *Schistosomata(ta)* La Rue, 1926.

<sup>1</sup> On connaît encore les formules:  $2 [(3+3)+(3+(3))] = 24$  pour *Cyathocotyle orientalis* Faust (YAMAGUTI 1942),  $2 [(2+2)+(2+(2))] = 16$  pour *C. bushiensis* Khan (KHAN 1962, modifiée),  $2 [(1+1+1)+(1+1+(2))] = 14$  pour *Holostephanus curonensis* (Szigat) (SZIGAT 1933),  $2 [(2+2+2)+(2+2+(2))] = 24$  pour *H. volgensis* (Sudar.) (VOJTKOVÁ 1966).

B. Die Unterordnung der *Strigeata* wird in ihrer gegenwärtigen systematischen Verbreitung dargestellt.

C. Danach werden Überlegungen über die untergeordneten Taxa, nämlich Überfamilien (I), Unterüberfamilien (II), Familien (III), Unterfamilien und Tribus (IV), Gattungen und Untergattungen (V).

Die Hierarchie in der Familiengruppe entspricht einer biologischen Systematik, die sich hauptsächlich auf die Kombination von morphologischen Kennzeichen und statistischen Gegebenheiten der parasitischen Spezifität stützt. Die Taxa werden nicht mehr ausschliesslich durch den Besitz bestimmter Kennzeichen definiert sondern durch ihre Tendenz, diese zu akzentuieren. Es erscheint deshalb gerechtfertigt, „dynamische“ Definitionen anzuwenden, die auch eine biologische und ontogenetische Komponente enthalten.

#### SUMMARY

A. A limitative definition is proposed for the order of *Strigeida*, which realm is restricted to the subdivisions A I, II and III of the classification by G. R. LA RUE (1957); these comprise the *Strigeata* La Rue, 1926, the *Clinostomata (ta)* Allison, 1943 and the *Schistosomata (ta)* La Rue, 1926.

B. The sub-order of the *Strigeata* is presented according to its present systematic distribution.

C. Following there are considerations on the subordinate taxa: superfamilies (I), subsuperfamilies (II), families (III), subfamilies and tribes (IV), genera and subgenera (V).

The hierarchy in the group-family corresponds to a biological systematic, essentially based on the combination of morphological characters and on statistical values related to the parasitary specificity. Taxa are no more exclusively defined by the possession of certain characters but by their tendency to accentuate them. It appears thus as justified to call for "dynamic" definitions involving a biological and even ontogenical component.

#### BIBLIOGRAPHIE

- ALLISON, L. N. 1943. *Leucochloridiomorpha constantiae* (Mueller) (Brachylaemidae), its life cycle and taxonomic relationships among digenetic trematodes. Trans. Amer. micros. Soc. 62: 127-168.
- BAER, J. G. 1933. Contribution à l'étude de la faune helminthologique africaine. Rev. suisse Zool. 40: 31-84.

- BAER, J. G. et L. EUZET. 1961. *Classe des Monogènes. Monogenoidea Bychowsky*. In: *Traité de Zoologie* publié sous la direction de Pierre-P. Grassé, t. IV (1): 243-325.
- BAER, J. G. et Ch. JOYEUX. 1961. *Classe des Trématodes (Trematoda Rudolphi)*. In: *Traité de Zoologie* publié sous la direction de Pierre-P. Grassé, t. IV (1): 561-692.
- BEVERLEY-BURTON, M. 1960. *Some trematodes from otters in Southern Rhodesia including a new strigeid, Prudhoella rhodesiensis, n. gen., n. sp.* Proc. helminth. Soc. Wash. 27: 129-134.
- BRANDES, G. 1890. *Die Familie der Holostomiden*. Zool. Jb. (Syst.) 5: 549-604.
- BURMEISTER, K. H. 1837. *Handbuch der Naturgeschichte. Zum Gebrauch bei Vorlesungen entworfen*. 2. Abt.: Zoologie: 369-858, Berlin.
- 1856. *Zoonomische Briefe. Allgemeine Darstellung der thierischen Organisation*. 2: 1-470, Leipzig.
- CHANDLER, A. C. 1942. *The morphology and life cycle of a new strigeid, Fibricola texensis, parasitic in raccoons*. Trans. Amer. micros. Soc. 61: 156-167.
- CHANDLER, A. C. et R. RAUSCH. 1946. *A study of strigeids from Michigan mammals with comments on the classification of mammalian strigeids*. Trans. Amer. micros. Soc. 65: 328-337.
- DOLLFUS, R. Ph. et R. PATAY. 1956. *A propos de nouvelles localités françaises pour Codonocephalus urniger (Rudolphi 1819) (Trematoda, Strigeidae). Que sait-on de sa distribution géographique?* Ann. Parasit. hum. comp. 31: 189-198.
- DOLLFUS, R. Ph., J. TIMON-DAVID et J. REBECQ. 1956. *Maturité génitale provoquée expérimentalement chez Codonocephalus urniger (Rudolphi) (Trematoda, Strigeidae)*. C. R. Acad. Sci. Paris 242: 2997-2998.
- DÖNGES, J. 1964. *Der Lebenszyklus von Posthodiplostomum cuticola (v. Nordmann 1832) Dubois 1936 (Trematoda, Diplostomatidae)*. Z. Parasitenk. 24: 169-248.
- 1965. *Der Lebenszyklus von Posthodiplostomum brevicaudatum (Trematoda), eines Parasiten in den Augen von Süßwasserfischen*. Zoologica 40: 1-39.
- 1969. *Diplostomum phoxini (Faust, 1918) (Trematoda). Morphologie des Miracidiums sowie Beobachtungen an weiteren Entwicklungsstadien*. Z. Parasitenk. 32: 120-127.
- DUBOIS, G. 1936a. *Nouveaux principes de classification des Trématodes du groupe des Strigeida*. Rev. suisse Zool. 43: 507-515.
- 1936b. *Les Diplostomes de Reptiles (Trematoda: Proterodiplostomidae nov. fam.) du Musée de Vienne*. Bull. Soc. neuchâtel. Sci. nat. 61: 5-80.
- 1937. *Contribution à l'étude des Diplostomes d'Oiseaux (Trematoda: Diplostomidae Poirier, 1886) du Musée de Vienne*. Ibid. 62: 99-128.
- 1938. *Monographie des Strigeida (Trematoda)*. Mém. Soc. neuchâtel. Sci. nat. 6: 1-535.
- 1944. *A propos de la spécificité parasitaire des Strigeida*. Bull. Soc. neuchâtel. Sci. nat. 69: 5-103.
- 1951. *Nouvelle clé de détermination des groupes systématiques et des genres de Strigeida Poche (Trematoda)*. Rev. suisse Zool. 58: 639-691.
- 1953. *Systématique des Strigeida. Complément de la Monographie*. Mém. Soc. neuchâtel. Sci. nat. 8 (2): 1-141.
- 1968. *Synopsis des Strigeidae et des Diplostomatidae (Trematoda). Première partie*. Ibid. 10 (1): 1-258.

- DUBOIS, G. 1970a. *Ibid. Deuxième partie. Ibid.* 10 (2): 259-727.
- 1970b. *Les Monogènes: classe autonome ou sous-classe de Trématodes?* Ann. Parasit. hum. comp. 45: 247-250.
- FAUST, E. C. et W. A. HOFFMAN. 1934. *Studies on Schistosomiasis mansoni in Puerto Rico. III. Biological studies. 1. The extra-mammalian phases of the life cycle.* Puerto Rico J. public Health and trop. Med. 10: 3-49.
- FAUST, E. C. et C. C. TANG. 1938. *Report on a collection of some Chinese Cyathocotylidae (Trematoda, Strigeoidea).* Livr. Jub. Prof. Travassos: 157-168.
- FISCHTHAL, J. H. et R. E. KUNTZ. 1967. *Annotated record of some previously described digenetic trematodes of amphibians and reptiles from the Philippines, Korea, and Matsu Island.* Proc. helminth. Soc. Wash. 34: 104-113.
- HARRIS, A. H., R. HARKEMA et G. C. MILLER. 1967. *Life history and taxonomy of Diplostomum variable (Chandler, 1932) (Trematoda: Diplostomatidae).* J. Parasit. 53: 577-583.
- HUGHINS, E. J. 1954. *Life history of a strigeid trematode, Hysteromorpha triloba (Rudolphi, 1819) Lutz, 1931. I. Egg and miracidium.* Trans. Amer. micros. Soc. 73: 1-15.
- HUNTER, G. W. et W. S. HUNTER. 1935. *Further studies on fish and bird parasites.* Biol. Surv. Mohawk-Hudson Watershed, suppl. 24th Ann. Rep. N. Y. Conserv. Dept., N° 9, 1934: 267-283.
- JOHNSTON, T. H. et E. R. SIMPSON. 1940. *The anatomy and life history of the trematode, Cyclocoelum jaenschi n. sp.* Trans. roy. Soc. S. Austr. 64: 273-278.
- KAGAN, I. G. 1952. *Further contributions to the life history of Neoleucochloridium problematicum (Magath, 1920) new. comb. (Trematoda: Brachylaeimidae).* Trans. Amer. micros. Soc. 71: 20-44.
- KHAN, D. 1962. *Studies on larval trematodes infecting freshwater snails in London (U.K.) and some adjoining areas. Part VI. The cercariae of the « Vivax » group and the life history of Cercaria bushiensis n. sp. (= Cyathocotyle bushiensis n. sp.).* J. Helminth. 36: 67-94.
- LA RUE, G. R. 1926a. *Studies on the trematode family Strigeidae (Holostomidae). N° II. Taxonomy.* Trans. Amer. micros. Soc. 45: 11-19.
- 1926b. *Ibid. N° III. Relationships.* Ibid. 45: 265-281.
- 1957. *The classification of digenetic Trematoda: a review and a new system.* Exper. Parasit. 6: 306-349.
- LE ZOTTE, L. A. 1954. *Studies on marine digenetic trematodes of Puerto Rico: the family Bivesiculidae, its biology and affinities.* J. Parasit. 40: 148-162.
- LUTZ, A. 1935. *Observações e considerações sobre Cyathocotylineas e Prohemistomineas.* Mem. Inst. Oswaldo Cruz 30: 157-168 (traduction allemande: 169-180), 181-182.
- MATHIAS, P. 1925. *Recherches expérimentales sur le cycle évolutif de quelques Trématodes.* Bull. biol. France et Belgique 59: 1-123.
- MEHRA, H. R. 1943. *Studies on the family Cyathocotylidae Poche. Part 1. A contribution to our knowledge of the subfamily Cyathocotylineae Mühlhing: revision of the genera Holostephanus Szidat and Cyathocotyle Mühlhing, with descriptions of new species.* Proc. natn. Acad. Sci. India 13: 134-167.
- 1947. *Ibid. Part 2. A contribution to our knowledge of the subfamily Prohemistominae Lutz, 1935, with a discussion on the classification of the family.* Ibid. 17: 1-52.

- MEHRA, H. R. 1950. *Presidential address delivered at the nineteenth annual meeting of the National Academy of Sciences, India, Allahabad, 1950*. Business Matters natn. Acad. Sci. India: (9-38).
- NIEWIADOMSKA, K. 1964. *The life cycle of Codonocephalus urnigerus (Rudolphi, 1819) — Strigeidae*. Acta Parasit. polon. 12: 283-296.
- ODENING, K. 1960. *Zur Kenntnis einiger Trematoden aus Schlangen*. Zool. Anz. 165: 337-348.
- 1961. *Historische und moderne Gesichtspunkte beim Aufbau eines natürlichen Systems der digenetischen Trematoden*. Biol. Beitr. 1: 73-90.
- 1964. *Drei neue Furcocercarien aus dem Raum Berlin*. Mber. dtsh. Akad. Wiss. 6: 739-743.
- 1965. *Der Lebenszyklus von Neodiplostomum spathoides Dubois (Trematoda, Strigeida) im Raum Berlin nebst Beiträgen zur Entwicklungsweise verwandter Arten*. Zool. Jb. (Syst.) 92: 523-624.
- 1969. *Zur Gliederung von Apatemon und Cotylurus (Trematoda, Strigeida) in Untergattungen*. Mber. dtsh. Akad. Wiss. 11: 285-292.
- ODLAUG, T. O. 1940. *Morphology and life history of the trematode, Alaria intermedia*. Trans. Amer. micros. Soc. 59: 490-510.
- OLIVIER, L. et W. W. CORT. 1942. *An experimental test of the life cycle described for Cotylurus communis (Hughes)*. J. Parasit. 28: 75-81.
- PARK, J. T. 1940. *Trematode parasites of reptilia from Tyôsen. I. Three new digenetic trematodes, Encyclometra koreana sp. nov., Neomicroderma elongata gen. nov. sp. nov. (Plagiorchidae) and Proalariooides kobayashii sp. nov. (Strigeidae)*. Keizô J. Med. 10: 113-123.
- PARK, P. J. 1936. *The miracidium of Neodiplostomum lucidum La Rue and Bosma*. Trans. Amer. micros. Soc. 55: 49-54.
- PEARSON, J. C. 1956. *Studies on the life cycles and morphology of the larval stages of Alaria arisaemoides Augustine and Uribe, 1927 and Alaria canis LaRue and Fallis, 1936 (Trematoda: Diplostomidae)*. Canad. J. Zool. 34: 295-387.
- 1961. *Observations on the morphology and life cycle of Neodiplostomum intermedium (Trematoda: Diplostomatidae)*. Parasitology 51: 133-172.
- POCHE, F. 1926. *Das System der Platyodaria*. Arch. Naturgesch. 91A: 1-458.
- PRICE, H. F. 1931. *Life history of Schistosomatium douthitti (Cort.)* Amer. J. Hyg. 13: 685-727.
- SAWYER, T. K. 1961. *The American otter, Lutra canadensis vaga, as a host for two species of trematodes previously unreported from North America*. Proc. helminth. Soc. Wash. 28: 175-176.
- SEWELL, R. B. S. 1922. *Cercariae indicae*. Indian J. Med. Res. 10 (Suppl.): 1-370.
- SIEBOLD, C. T. von. 1849. *Gyrodactylus, ein ammenartiges Wesen*. Z. wiss. Zool. 1: 347-363.
- STUNKARD, H. W. 1934. *The life history of Typhlocoelum cymbium (Diesing, 1850) Kossack, 1911 (Trematoda, Cyclocoelidae). A contribution to the phylogeny of the monostomes*. Bull. Soc. zool. Fr. 59: 447-466.
- 1946. *Interrelationships and taxonomy of the digenetic trematodes*. Biol. Rev. 21: 148-158.
- 1963. *Systematics, taxonomy, and nomenclature of the Trematoda*. Quart. Rev. Biol. 38: 221-233.

- SUDARIKOV, V. E. in K. I. SKRJABIN. 1961. [*Ordo Strigeidida (La Rue, 1926) Sudarikov, 1959. Subordo Cyathocotylata Sudarikov, 1959*]. In: [*Trematodes of animals and man. Principles of trematodology*] 19: 267-415, Moscow.
- SZIDAT, L. 1928. *Zur Revision der Trematodengattung Strigea Abildgaard*. Zbl. Bakt. (Orig.) 105: 204-215.
- 1929. *Beiträge zur Kenntnis der Gattung Strigea (Abildg.). II. Spezieller Teil: Revision der Gattung Strigea nebst Beschreibung einer Anzahl neuer Gattungen und Arten*. Z. Parasitenk. 1: 688-764.
- 1931. *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Holostomiden. IV. Die Cercarie des Entenparasiten Apatemon (Strigea) gracilis Rud. und ihre Entwicklung im Blutgefässsystem des Zwischenwirtes (Herpobdella atomaria Car.)*. Ibid. 3: 160-172.
- 1932. *Zur Entwicklungsgeschichte der Cyclocoeliden. Der Lebenszyklus von Tracheophilus sisowi Skrj. 1923*. Zool. Anz. 100: 205-213.
- 1933. *Über drei neue monostome Gabelschwanzcercarien der ostpreussischen Fauna*. Z. Parasitenk. 5: 443-459.
- 1936. *Parasiten aus Seeschwalben. I. Über neue Cyathocotyliden aus dem Darm von Sterna hirundo L. und Sterna paradisea*. Ibid. 8: 285-317.
- TANG, C. C. 1938. *Some remarks on the morphology of the miracidium and cercaria of Schistosoma japonicum*. Chin. med. J. (Suppl.) 2: 423-432.
- 1941-1942. *Morphology and life history of Prosostephanus industrius (Tubangui 1922) Lutz 1935 (Trematoda: Cyathocotylidae)*. Peking nat. Hist. Bull. 16: 29-43.
- TIMON-DAVID, J. 1955. *Cycle évolutif d'un Trématode Cyclocoelidé: Pseudhyptiasmus dollfusi Timon-David 1950. Recherches expérimentales*. Ann. Parasit. hum. comp. 30: 43-61.
- ULMER, M. J. 1951a. *Postharmostomum helicis (Leidy, 1847) Robinson, 1949 (Trematoda), its life history and a revision of the subfamily Brachylaeminae. Part I*. Trans. Amer. micros. Soc. 70: 189-238.
- 1951b. *Ibid. Part II*. Ibid. 70: 319-347.
- VAN HAITSMAN, J. P. 1930. *Studies on the trematode family Strigeidae (Holostomidae). XXI. Life cycle and description of the cercaria of Cotylurus michiganensis (LaRue)*. J. Parasit. 16: 224-230.
- 1931. *Ibid. XXIII: Diplostomum flexicaudum (Cort & Brooks) and stages in its life history*. Pap. Mich. Acad. Sci., Arts and Lett. 13: 483-516.
- VOJTKOVÁ, L. 1966. *Zur Kenntnis des Entwicklungszyklus von Holostephanus volgensis (Sudarikov, 1962) n. comb. (Trematoda, Digenea: Cyathocotylidae)*. Věstn. českosl. spol. zool. 30: 275-286.
- WALL, L. D. 1941a. *Life history of Spirorchis elephantis (Cort, 1917), a new blood fluke from Chrysemys picta*. Amer. midl. Nat. 25: 402-412.
- 1941b. *Spirorchis parvus (Stunkard), its life history and the development of its excretory system (Trematoda: Spirorchidae)*. Trans. Amer. micros. Soc. 60: 221-260.
- YAMAGUTI, S. 1940. *Vergleichend-anatomische Studien der Miracidien*. Z. Parasitenk. 11: 657-668.
- 1942. *Zur Entwicklungsgeschichte von Cyathocotyle orientalis Faust, 1921*. Ibid. 12: 78-83.
- 1958. *Systema Helminthum. Vol. I, Part I et II. The digenetic trematodes of vertebrates*. 1575 pp., New York-London.



Dubois, Georges. 1970. "Les fondements de la taxonomie des Strigeata La Rue (Trematoda: Strigeida)." *Revue suisse de zoologie* 77, 663–685.

<https://doi.org/10.5962/bhl.part.75922>.

**View This Item Online:** <https://www.biodiversitylibrary.org/item/126814>

**DOI:** <https://doi.org/10.5962/bhl.part.75922>

**Permalink:** <https://www.biodiversitylibrary.org/partpdf/75922>

#### **Holding Institution**

Smithsonian Libraries and Archives

#### **Sponsored by**

Biodiversity Heritage Library

#### **Copyright & Reuse**

Copyright Status: In Copyright. Digitized with the permission of the rights holder.

Rights Holder: Muséum d'histoire naturelle - Ville de Genève

License: <http://creativecommons.org/licenses/by-nc-sa/3.0/>

Rights: <https://www.biodiversitylibrary.org/permissions/>

This document was created from content at the **Biodiversity Heritage Library**, the world's largest open access digital library for biodiversity literature and archives. Visit BHL at <https://www.biodiversitylibrary.org>.