

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

ANNALES

DE LA

SOCIÉTÉ SUISSE DE ZOOLOGIE

ET DU

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

MAURICE BEDOT

fondateur

PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION DE

EMILE DOTRENS

Directeur du Muséum d'Histoire naturelle de Genève

AVEC LA COLLABORATION DE

HERMANN GISIN

Conservateur des arthropodes

et

EUGÈNE BINDER

Conservateur des invertébrés

GENÈVE

IMPRIMERIE ALBERT KUNDIG

1959

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

Tome 66. En cours de publication.

	Pages
N° 1. E. DOTTRENS. Systématique des Corégones de l'Europe occidentale, basée sur une étude biométrique. Avec 12 figures et 16 tableaux dans le texte	1
N° 2. Georges DUBOIS. Revision des <i>Cyclocoelidae</i> Kossack 1911 (<i>Trematoda</i>). Avec 11 figures et 5 tableaux dans le texte	67
N° 3. V. KIORTSIS. Développement de la crête chez la femelle du Triton. (Actions endocrines et déviation du nerf.) Avec 1 tableau et 4 figures dans le texte	149
N° 4. G. PILLERI. Ontogenese und Cerebralisation beim Biber (<i>Castor canadensis</i> , Kuhl). Mit 5 Textabbildungen	165
N° 5. Robert MATTHEY. Formules chromosomiques de <i>Muridae</i> et de <i>Spalacidae</i> . La question du polymorphisme chromosomique chez les Mammifères. Avec 70 figures dans le texte	175
N° 6. Bruno BÖGLI. Das tubo-uterine Ventil beim Goldhamster. Mit 18 Textabbildungen	211
N° 7. Chusaburo SHOHO. Sur l'identité des Filaires sous-cutanées du Blaireau (<i>Meles meles</i> L.) de Suisse. Avec 3 figures dans le texte	229
N° 8. Chusaburo SHOHO. Die Setarien vom schweizerischen Reh, <i>Capreolus capreolus</i> . Mit 7 Textabbildungen	233

Prix de l'abonnement :

Suisse Fr. 60 —

Union postale Fr. 65.—

(en francs suisses)

Les demandes d'abonnement doivent être adressées à la rédaction de la *Revue Suisse de Zoologie*, Muséum d'Histoire naturelle, Genève

Systematique des Corégones de l'Europe occidentale, basée sur une étude biométrique

par

E. DOTRENS

Muséum d'histoire naturelle, Genève.

Travail exécuté avec l'appui du Fonds national de la recherche scientifique.

Avec 12 figures et 16 tableaux dans le texte

Le présent travail est un essai d'apporter une clarté nouvelle sur la systématique des Corégones d'Europe (Europe à l'exclusion de la Finlande et de la Russie où je n'ai pas eu l'occasion de me rendre). Il portait à l'origine, essentiellement, sur les Corégones de l'Europe centrale, ce n'est que secondairement que j'ai été amené à m'intéresser aux Corégones de Grande Bretagne et à ceux de Scandinavie.

On trouvera dans les travaux de WAGLER et de STEINMANN des historiques de la question et toute une littérature (in Auswahl !) sur lesquels je ne reviendrai guère. Ces deux auteurs ont défendu, non sans frictions, des opinions presque diamétralement opposées, je poserai donc le problème en résumant et en critiquant leurs conceptions.

LE SYSTÈME DE WAGLER

WAGLER (1937, 1941 et 1950) admet l'existence de 4 espèces de Corégones qui auraient pénétré en Europe centrale venant du N.-E. par des communications fluviales anciennes qu'il imagine dans la région des Sudètes, entre des affluents du Danube (March et Stille Adler) et de l'Oder (Glatzer Neisse). Je ne suis pas en mesure d'apprécier la validité de ces vues. Je signalerai seulement

que j'ai vainement tenté d'obtenir des renseignements d'ordre géologique qui expliqueraient comment les Corégones auraient pu, naturellement, accéder dans le bassin du Rhône après les dernières glaciations. A plus forte raison, suis-je obligé à un scepticisme complet quant aux explications fournies sur l'apparition successive des diverses formes reconnues dans un bassin fluvial donné.

WAGLER reconnaît 4 espèces :

- 1^o *Coregonus wartmanni* Bloch, Blaufelchen ou Grosse Schwebrenke, le grand Corégone de pleine eau.
- 2^o *Coregonus macrophthalmus* Nüsslin, Gangfisch ou kleine Schwebrenke, le petit Corégone de pleine eau.
- 3^o *Coregonus fera* Jurine, Sandfelchen ou grosse Bodenrenke, le grand Corégone de fond.
- 4^o *Coregonus acronius* Rapp, Kilch ou kleine Bodenrenke, le petit Corégone de fond.

Dans certains lacs comme celui de Constance (Bodensee), les quatre espèces cohabitent et sont assez faciles à reconnaître; ailleurs, leur distinction est délicate et WAGLER fait intervenir les particularités biologiques pour les déterminer, ce qui est certainement judicieux, mais parfois terriblement sujet à caution. WAGLER en particulier attribue une importance majeure à la capacité de croissance (Abwachs), caractère différentiel pour lui primordial, dont il affirme même qu'il est peut-être le seul qui permette la distinction des espèces lorsque les individus ont atteint une certaine taille. « Vielleicht das einzige (Merkmal), das bei einer gewissen Grösse vorliegenden Exemplare die Unterscheidung der Arten gestattet ». Cette conception s'oppose d'évidence au fait bien connu que la croissance des poissons en général est fonction de leurs conditions d'existence. Les expériences de W. WUNDER (1939) sur les Carpes sont particulièrement frappantes à ce sujet.

WAGLER, se fondant sur l'appréciation des âges individuels par la lecture des écailles, déclare donc que la croissance est une constante d'une espèce donnée et qu'à température égale elle est identique au millimètre près pour chaque classe d'âge à l'intérieur de l'espèce. Cette affirmation ne résiste pas à l'examen, elle ressemble fort à une pétition de principe, les preuves qu'il en donne reposant sur une prémisse qu'il s'agirait d'abord de démontrer. La difficulté d'apprécier l'âge exact d'un poisson par le dénombrement des

cercles de croissance des écailles — du fait que les vicissitudes de l'existence d'un individu peuvent se marquer sous forme de stries simulant des zones annuelles — rend en effet incertaine et parfois toute subjective une conclusion fondée sur une telle appréciation. D'ailleurs EINSELE (1943) a montré à quelles erreurs elle peut conduire lorsqu'on prétend reconstituer les tailles qu'un exemplaire a mesurées aux différents âges de son existence. La simple observation montre que ces tailles annuelles recalculées selon la méthode usuelle sont d'autant plus faibles, pour les premières années surtout, que l'exemplaire est plus âgé. J'ai employé cette méthode au début, mais j'y ai renoncé, à cause de la part de subjectivité qu'elle comporte.

Les preuves que la potentialité de croissance n'a pas la valeur que WAGLER lui attribue ne manquent pas, même chez les Corégones. SVÄRDSON (1949 et 1951) en a fourni des exemples topiques.

Mais déjà ZANDT (1937 et 1950), par exemple, observait que le poids moyen et la croissance du Blaufelchen dans le lac de Constance augmentent quand la population du lac diminue et inversement.

Les recherches de NÜMANN (1938) aboutissent aux mêmes conclusions.

WAGLER connaissait ces observations mais il les mettait en doute affirmant par exemple qu'il n'existait pas de Corégone de profondeur dont la croissance fût forte. Il écrivait: « Weshalb nicht dann und wann ein gut wachsender Bodentierfresser in der Tiefe und ein langsam wüchsiger in den seichten Seeteilen ? »

On aurait pu lui citer en tout cas la Féra du Léman, *Coregonus fera* Jurine, telle que FATIO l'a encore connue et décrite, Corégone se nourrissant aux dépens de la faune de fond et qui frayait principalement en profondeur et jusqu'à 200 m. Au début de ce siècle, les exemplaires pesant plusieurs kilos n'étaient pas rares, le Muséum de Genève en possède un qui accusait 4.700 grammes. Ces prises étaient faites à l'époque où l'espèce se raréfiait dangereusement. Dans le lac d'Aiguebelette, en Savoie, où le Lavaret subsiste péniblement à cause de l'eutrophie croissante, le poids moyen des individus atteint presque un kilo, il s'agit pourtant, comme on le verra plus loin, d'un Gangfisch (d'ailleurs mâtiné si on ose dire), malgré l'affirmation de WAGLER que cette forme n'existe pas dans les régions les plus occidentales de l'aire de répartition des Corégones.

WAGLER donnait la priorité au caractère de croissance sur le caractère nombre de branchiospines, il attribuait aussi une importance majeure à la biologie des populations, mœurs reproductrices, biotopes préférés, nourriture habituelle. C'était méconnaître que le nombre de branchiospines est le seul caractère dont la fixité génétique soit démontrée. Il fut ainsi amené à qualifier délibérément de Gangfisch le poisson du Chiemsee dont la moyenne du nombre des branchiospines du premier arc est d'environ 25, moyenne caractéristique des Sandfelchen, alors que celle des Gangfisch, supérieure à celle des Blaufelchen même, est voisine de 40. Cette façon autoritaire d'interpréter les faits diminue sensiblement la valeur des tabelles où WAGLER indique pour de nombreux lacs d'Europe centrale la présence ou l'absence des espèces reconnues par lui.

LA CONCEPTION DE STEINMANN

A l'opposé de WAGLER, STEINMANN (1948 et 1950) se rallie à l'opinion que tous les Corégones autres que *Coregonus albula* se rattachent à une seule espèce *Coregonus lavaretus*. Il affirme que ces Corégones se sont diversifiés dans les temps géologiques les plus récents en une série de formes convergentes, le phénomène se manifestant de nos jours encore. Chaque *regio*, lac ou groupe de lacs d'un même bassin fluvial, hébergerait donc une *natio* qui lui est propre. Il reconnaît en Suisse les *regiones* suivantes: *rhodanensis* (du Rhône), *arurensis* (de l'Aar) *jurassica* (lacs du pied du Jura dont les émissaires aboutissent à l'Aar), *riusensis* (de la Reuss, affluent de l'Aar), *lindimacensis* (de la Limmat, affluent de l'Aar), *bodanica* (du Bodensee ou Bodan, lac de Constance) et enfin *intermedia* pour l'ensemble des bassins tributaires de l'Aar et du Rhin qui n'entrent pas dans les groupes précédents (lacs de Sempach, Baldegg, Hallwill et Greifensee).

Dans chaque *natio*, et sur place, l'unique forme originelle se serait scindée en écotypes: *littoralis*, *pelagicus*, *profundus*, *nanus*, la forme *primigenius* seule ayant conservé les caractères ancestraux. Il résulterait de cette conception que deux formes sympatriques nettement dissemblables seraient plus proches parentes étant de souche unique que dans deux lacs différents deux formes indiscernables qui ne seraient que des convergences dues à l'adaptation à

des milieux semblables. Le Blaufelchen du lac de Constance serait alors proche parent du Kilch, il ne serait qu'analogue au Blaufelchen du lac de Zurich (Albeli).

Cette interprétation ne saurait satisfaire la plupart des biologistes actuels qui admettent qu'une barrière — en principe géographique — doit séparer durablement deux populations d'une même espèce pour qu'elles acquièrent à la longue une autonomie reproductrice telle qu'elles peuvent ensuite se maintenir sympatriquement. STEINMANN fut conscient de cette difficulté; du moins il admettait bien la nécessité d'une barrière et il pensait justement l'avoir trouvée dans la fidélité des poissons grégaires au banc qu'ils ont formé à leur sortie de l'œuf. Pour lui, chaque banc de Corégones est une « Sippe », un groupe d'individus étroitement apparentés, formé lors de l'éclosion sur la frayère et qui maintient pratiquement sa cohésion tout au long de son existence: « Gesellschaften auf Lebenszeit, die sich wohl gelegentlich trennen und wieder vereinigen können, zu denen wahrscheinlich zuweilen auch Zuzügler stossen, die aber alles in allem doch aus Geschwistern bestehen und somit Inzuchtgesellschaften bilden ».

L'idée que STEINMANN se faisait des « Sippen » expliquerait à la rigueur le maintien de divers écotypes dans un même bassin, elle ne rend pas compte de leur origine, puisqu'à l'arrivée des *primigenius* dans un lac ils avaient par définition des habitudes communes et la même ambivalence pour les divers biotopes. Au début au moins, cette absence de différenciation s'opposait à une ségrégation en écotypes. On a l'impression qu'une arrière-pensée lamarckienne d'adaptation au milieu règne dans le système de STEINMANN. La barrière nécessaire à l'isolement reproducteur était donc pour cet auteur un instinct grégaire assez exclusif pour aboutir à des sociétés pratiquement fermées. Il admettait encore que l'adaptation aux conditions du milieu et la formation d'écotypes procédaient avec une étonnante rapidité. La Féra actuelle du Léman, dit-il, n'a plus les mêmes mœurs reproductrices qu'à l'époque où FATIO distinguait encore *Coregonus fera schinzi*, de la Gravenche, *Coregonus hiemalis*. La Féra se serait donc modifiée écologiquement depuis 50 ans. STEINMANN envisageait bien l'éventualité d'un mélange avec la Palée du lac de Neuchâtel (introduite en masse dès 1923), mais il classe cette « heutige Fera » *Coregonus lavaretus rhodanensis primigenius*. Or je pense avoir

établi (DOTRENS, 1950) que le Corégone actuel du Léman n'est rien autre que la Palée introduite au moment où les anciennes formes autochtones périllicitaient. Si tel est bien le cas, ce Corégone actuel appartient à la *natio jurassica* et non pas *rhodanensis*. Si, contre toute apparence, la véritable Féra autochtone existe encore, elle ne doit pas s'appeler dans le système de STEINMANN *primigenius*, mais, avec ses mœurs reproductrices (fraie à grande profondeur en février), *profundus* ou plutôt, à cause de ses habitudes nutritives (faune de fond prélevée sur la beine à la belle saison) et de ses 25 branchiospines en moyenne, *littoralis*.

Bien que faisant des allusions occasionnelles à des mélanges et aux possibilités d'hybridations naturelles, STEINMANN, pas plus que WAGLER, ne reconnaît explicitement des populations hybrides. Il aboutit en suivant fidèlement son idée des « Sippen » isolées génétiquement à des conclusions désarmantes. Dans le lac de Zoug, FATIO (1890) distinguait sans peine le Balchen à 19-24 Branchiospines, *Coregonus schinzi helveticus* (un Sandfelchen) et l'Albeli-Albock avec 35-39 branchiospines qu'il rapportait à *Coregonus wartmanni*, au Blaufelchen donc. Depuis l'époque de FATIO, des immersions multiples ont eu lieu dans ce lac avec du frai de provenances diverses. La population actuelle présente une telle variabilité que la distinction des diverses formes autochtones ou introduites y est impossible de l'avis de STEINMANN lui-même. Mais au lieu de conclure à un mélange inextricable, cet auteur déclare que les écotypes s'y sont encore trop peu consolidés: « Eine Unterteilung ist zur Zeit noch unmöglich, da sich die Ökotypen noch zu wenig konsolidiert haben ». Le Balchen de Zoug serait donc: *Coregonus lavaretus nat. riusensis ecot. primigenius* et l'Albeli, forme éteinte, entre péniblement dans le système sous le nom de *Coregonus lavaretus riusensis primigenius nanus*.

Le nombre des branchiospines d'après STEINMANN varie entre 21 et 36 pour le Balchen actuel et 24-28 pour l'Albeli éteint (FATIO, respectivement, 19-24 et 35-39 branchiospines).

J'ai procédé moi-même à des mensurations sur un contingent de ce Corégone du lac de Zoug. J'ai trouvé sur 69 individus une moyenne de 27,35 branchiospines et la dispersion considérable des formes hybrides ou mélangées. Même pour le lac de Sempach, où il qualifie le Corégone actuel de *mixtum compositum*, STEINMANN classe ce Corégone comme *Coregonus lavaretus natio intermedius*

ecot. primigenius avec 26 à 38 branchiospines alors que FATIO avait trouvé 38 à 42 branchiospines, ce qui correspond à un Gangfisch indubitable; mais FATIO en avait fait une espèce à part et même une *species composita* sous le nom de *Coregonus suidteri* Fatio parce qu'il prenait en considération des proportions particulières du corps, des nageoires et des branchiospines.

Les idées de STEINMANN sont contredites par des faits aisément contrôlables. Ainsi, SVÄRDSON cite des expériences de marquages prouvant que les Corégones ne sont pas absolument fidèles à leurs emplacements de fraie. Il est en outre facile d'observer que sur une frayère des individus de tailles et d'âges très différents sont réunis. Les bancs d'âges divers s'y mélangent donc au moment de la reproduction. Par exemple, au bord du lac de Thoune, à Merlingen, on peut assister sans difficulté à la fraie des Balchen et observer que les couples qui parfois s'élancent hors de l'eau peuvent être formés d'individus de tailles très dissemblables. Il s'agit de *Coregonus schinzi* d'après FATIO, nous verrons plus loin qu'il faut le rapporter à la troisième espèce reconnue par biométrie. J'ai eu l'occasion de constater l'instabilité des bancs de Corégones dans le Tegernsee, en Bavière. Le 20 mai 1955, les filets de fond du pêcheur KELLER, titulaire exclusif du droit de pêche dans ce lac, prenaient 30 exemplaires, soit 23 femelles et 7 mâles. Le 21 mai, il y eut 20 captures par les filets de fond: 15 femelles et 5 mâles. Ce même jour, à un tout autre endroit du lac, les aides du pêcheur ramenaient à l'aide de filets flottants 34 individus, soit 7 femelles et 27 mâles. Ainsi donc, à ce moment, la plupart des femelles se tenaient près du fond, la plupart des mâles étaient en pleine eau et sur des emplacements différents. Un orage survint dans la nuit du 21 au 22 mai. Les jours suivants on capturait des mâles et des femelles en nombre égal tant au filet de fond qu'au filet flottant. Donc, au gré des conditions, atmosphériques dans le cas présent, les bancs se font et se défont, ils se désagrègent et se reconstituent selon les circonstances et rien ne permet de supposer ou d'affirmer que ces mouvements se font sans chassés-croisés. Dans le cas du Tegernsee, les individus capturés sur le fond appartiennent à la même forme, relativement pure, que ceux qui sont pris en pleine eau. Il ne s'agit absolument pas d'écotypes différents, tout au plus les contingents pris au fond revèlent-ils pour une allure semblable de la courbe de variabilité du nombre de bran-

chiospines une certaine irrégularité révélatrice d'un probable mélange, sans doute par apport artificiel d'une petite proportion d'individus d'origine étrangère. Il ne faut, en effet, jamais oublier que les fantaisies de la pisciculture, presque partout, en Europe centrale en tout cas, masquent plus ou moins gravement la simplicité originelle des faits. C'est pourquoi, soit dit entre parenthèses, la systématique des Corégones d'Europe centrale ne saurait être dorénavant qu'une reconstitution, et que le praticien, s'il méconnaît l'influence perturbatrice des pratiques piscicoles, trouvera toujours des exemples confus à opposer aux conclusions du systématicien.

Dans ces cas de brassage par interventions humaines, le systématicien a le droit et même le devoir de se récuser. Je pense apporter plus loin, par des calculs statistiques de variabilité et de dispersion, des preuves parfaitement objectives des complications résultant des transplantations, immersions, acclimatations et autres « rajeunissements du sang » pratiqués par les pisciculteurs. La situation dans certains lacs en est à tel point obscurcie qu'elle est devenue inextricable. Dans ces cas-là, il n'est plus question de systématique, tout au plus de classement de formes remaniées par l'homme, formes comparables aux races de carpes d'élevage par exemple, à cela près qu'elles ne résultent pas d'une sélection artificielle dirigée.

Le système de STEINMANN est fondé sur l'affirmation que *Coregonus lavaretus* est parvenu dans les lacs d'Europe centrale sous la forme *primigenius* qui se serait maintenue dans un certain nombre de bassins. Le type de *primigenius* provient du lac de Constance. STEINMANN en a publié la photographie dans un article de 1948.

Il s'agit d'un jeune Corégone de 29 cm, 230 gr, 4 ans, capturé le 4 décembre 1947. Ni dans sa monographie, ni dans cet article, l'auteur ne donne le nombre de branchiospines de ce type qui n'a pas été conservé puisqu'il n'existe pas dans la collection STEINMANN acquise par le musée de Bâle. J'ai relevé ailleurs (DOTRENS, 1953) le fait que les individus retenus par l'auteur comme appartenant à ce même écotpe dans le lac de Constance, se rapportent d'évidence à un mélange de deux formes, les plus abondants, avec un mode du nombre des branchiospines égal à 36, accusent la moyenne même des Blaüfelchen de ce lac. Les autres dénombrements et mensurations fournis montrent d'évidence que cette *forma primigenius* n'a pas toujours d'existence objective. Nous avons vu

qu'au lac de Zoug elle n'est rien d'autre qu'un produit d'hybridations artificielles et empiriques.

LA CONFUSION DE LA SYSTÉMATIQUE DES CORÉGONES

On vient de voir que la confusion résulte en partie des manipulations de l'homme. Pour ce qui concerne les interventions relativement récentes, j'ai montré (DOTRENS 1955) que les transplantations de Corégones d'origines diverses ont abouti, dans le lac Majeur du nord de l'Italie et dans le lac d'Annecy en Haute-Savoie à la création de populations hybrides stables auxquelles il est vain, me semble-t-il, de donner un nom comme le fit R. MONTI (1929), lorsque cet auteur prétendit avoir trouvé dans les formes particulières aux lacs italiens la preuve de la plasticité des Corégones. Mais ces manipulations de l'homme pourraient bien être beaucoup plus importantes et plus anciennes qu'on ne l'admet d'ordinaire. Dans bien des cas difficiles, la supposition la plus simple et partant la plus plausible quant à l'origine de certaines populations serait peut-être d'attribuer aux moines l'acclimatation des Corégones dans certains lacs. Ce n'est peut-être pas une simple coïncidence, si un Corégone existe en France dans le lac du Bourget et que justement au bord de ce même lac se dresse l'antique abbaye de Hautecombe. Du moins, la supposition que les moines auraient pu être à l'origine d'acclimations anciennes ne me paraît pas tout-à-fait gratuite. WAGLER ne cite-t-il pas le cas de l'abbé Wilhelm von Benediktbeuren qui, en 1480, introduisit des Corégones dans le Walchensee et THIENEMANN ne fait-il pas allusion à une inscription runique de Norvège, datant de l'an mille environ, relative à une introduction artificielle de poisson dans un certain lac Roud ?

Pour le Léman, on a des preuves fort intéressantes et bien curieuses de l'intérêt économique des Corégones et de la valeur que leur attribuaient les religieux.

Ce sont deux documents cités par F. A. FOREL (1904).

Le premier date de 1376, c'est la taxe des poissons de Ville-neuve, qui fixe les prix de vente de la livre de Féra « *libram ferratarum* » et celui de la livre de Bezole « *libram bisolarum* ». FOREL admet sans hésiter que *ferrata* ne peut être que *Coregonus fera* Jurine et pense que *bisola* ou Bezole est la Gravenche, *Coregonus hiemalis*. C'est loin d'être évident; en effet, le second document,

datant de 1150, fixe la contribution que le prieuré de Saint-Jean à Genève devait fournir pour la table des chanoines d'Aoste dont il dépendait. Le prieuré devait procurer, entre autres vivres, des *palatae* ou, à défaut, des *ferratae*. Il fallait 4 *ferratae* pour équivaloir à une *pala*. Au XII^e siècle donc, la Féra (*ferra* ou *ferrata*) était le petit Corégone, le grand Corégone du Léman était alors la Palée (!), *pala* ou *palata* et non pas *bisola* comme deux siècles plus tard à l'autre bout du lac. De nos jours encore, au lac du Bourget, Bezole est le nom d'un Corégone plus grand que le Lavaret, que FATIO caractérisait par un nombre moindre de branchiospines et soupçonnait d'être un produit d'hybridation. La Bezole est actuellement indiscernable et le Lavaret est certainement hybridé, comme nous le verrons plus loin.

Il apparaît bien que deux formes au moins existaient autrefois dans les lacs du bassin du Rhône, une plus petite, l'ancienne *ferra* au Léman et le Lavaret au Bourget, et une plus grande, l'ancienne *pala* du Léman et la Bezole au Bourget. Le nom de Féra au Léman aurait passé d'une forme à l'autre tandis que se perdait celui de Bezole. Ces conclusions paraîtront peut-être tirées par les cheveux, elles semblent pourtant confirmées par une curieuse constatation de SPILLMANN au muséum de Paris. Cet auteur a examiné les deux exemplaires de Corégones, étiquetés *Coregonus fera* Jurine provenant du Léman, qui par chance portent encore leur étiquette de parchemin d'origine. L'un, 411 mm, provient de la collection MOREAU, l'autre, 267 mm seulement, de la collection KIENER 1828. Ils ont respectivement 40 et 41 branchiospines au premier arc; ce sont des nombres typiques de Gangfisch (*Coregonus exiguus* Nusslin in FATIO). FATIO à la fin du XIX^e siècle ne reconnaissait pas le Gangfisch au Léman, il soupçonnait par contre la Gravenche, *Coregonus hiemalis* Jurine et la Bezole du Bourget d'être des hybrides avec des formes disparues. J'ai critiqué cette supposition, je suis convaincu maintenant que j'ai eu tort. L'histoire des Corégones du bassin du Rhône s'avère plus compliquée qu'on aurait pu le soupçonner. La difficulté, dans ce cas et vraisemblablement dans bien d'autres, ne paraît pas celle d'un simple problème de systématique. Il est permis de supposer qu'en fouillant les archives des antiques abbayes qui ont possédé des domaines au bord des lacs on retrouverait des indices d'anciennes interventions humaines qui pourraient rendre compte de certaines difficultés actuelles de

la systématique de notre groupe. De toute façon, les Corégones ne sont pas un matériel exemplaire pour l'étude des relations naturelles des êtres avec leur milieu, et des phénomènes d'adaptation.

* * *

Les systèmes proposés par les ichthyologues pour la nomenclature des Corégones fluctuent depuis longtemps entre deux extrêmes. Les uns, avec LINNÉ admettent deux espèces: *albula*, la petite Marène et *lavaretus* (on y ajoute parfois *C. oxyrhynchus* (L.)). Les autres multiplient les espèces et les sous-espèces à l'infini. Les descriptions de FATIO (1890) sont un exemple de cette tendance. L'auteur a été d'évidence leurré par l'emploi de caractères morphologiques dépendant des conditions d'existence, dépourvus de valeur systématique, parce que non héréditaires. Ceux qui rapportent toutes les populations sauf celles de *Coregonus albula* à la seule espèce *lavaretus*, quitte à la pulvériser en une multitude de sous-espèces et d'écotypes, me paraissent méconnaître le fait fondamental de l'existence sympatrique de quelques types, les 4 espèces de WAGLER ou peut-être les 5 écotypes de STEINMANN, aisément reconnaissables et distincts quand les interventions humaines n'ont pas trop bouleversé les conditions naturelles. Quelle que soit la facilité avec laquelle ces formes se laissent hybrider par fécondation artificielle, c'est un fait qu'elles sont pratiquement isolées les unes des autres quand elles cohabitent dans un bassin donné. Dans la région alpine, on constate aisément que les bons pêcheurs les reconnaissent sans hésitation au moins au moment de la capture. Cette sûreté de coup d'œil est frappante justement dans les lacs où la pisciculture n'a pas compliqué la situation et contraste avec l'embarras des mêmes professionnels dans les lacs où on a procédé à d'abondantes immersions d'alevins destinés à « rajeunir le sang » !

Cependant les interventions humaines n'expliquent pas tout et dans beaucoup de cas, il faut bien, semble-t-il, admettre divers degrés d'introgression naturelle d'une forme dans une autre, mélanges partiels qui témoignent de la fragilité relative des barrières qui s'opposent normalement à l'hybridation. Les Corégones paraissent appartenir à un type d'espèces capables de former des hybrides sous certaines conditions, mais aptes tout de même à se

maintenir sympatriquement par le jeu de mécanismes isolateurs qui ne sont pas forcément des incompatibilités géniques ou chromosomiques et qui peuvent être, par exemple, des habitudes de fraie décalées dans le temps ou dans l'espace. On peut supposer que ces possibilités d'hybridation naturelle ne sont pas égales entre les diverses espèces, ni même pour les différentes populations d'une même espèce.

Des populations hybrides se sont formées dans le lac Majeur, en Italie et dans le lac d'Annecy en France. Pourtant, les souches des œufs et des alevins introduits se maintiennent distinctes dans les lacs d'origine. J'ai fait remarquer (DOTRENS 1955) que dans ces deux lacs un temps de latence correspondant à un certain nombre de générations sépare les dates des transplantations de celles du succès manifeste des acclimations. Il semble que l'hypothèse puisse être retenue d'une élimination progressive des facteurs d'isolement avant que la population hybridée s'épanouisse.

Le critère de l'isolement reproducteur par incompatibilités génique ou chromosomique, qui théoriquement devrait à mon sens définir une espèce, n'est donc pas ou pas complètement satisfait dans le genre *Coregonus*, il y a trop de populations dont les caractères plus ou moins aberrants — je parle surtout du nombre des branchiospines, le seul caractère dont la nature héréditaire soit démontrée — dont les caractères aberrants dis-je ne s'expliquent guère que par des hybridations plus ou moins anciennes ou par des phénomènes d'introgession. C'est du moins la conclusion où m'ont amené mes études biométriques. Il semble bien que les Corégones d'Europe représentent un « gene pool ». On a proposé divers noms pour des cas analogues. SONNEBORN (1957) lors d'un symposium récent suggère *syngène*, V. GRANT lors du même symposium reprend le terme de *syngameon*, créé par le botaniste LOTSY, qui désigne un complexe d'espèces capables de s'hybrider. GRANT redéfinit ce terme: l'ensemble des espèces ou semi-espèces liées par une hybridation fréquente ou occasionnelle naturelles. Je pense qu'il faut considérer le genre *Coregonus* comme un complexe d'espèces incomplètement séparées, probablement parce que l'isolement au cours duquel elles ont amorcé leur diversification n'a pas été suffisamment prolongé, et qui subissent, surtout du fait de l'intervention humaine, un brassage aboutissant dans des cas particuliers à une réunification par hybridation. Les systèmes qui

comme celui de BERG opposent *C. lavaretus* avec ses multiples subdivisions à *C. albula* me paraissent fautifs parce que contrairement à ce qu'ils sous-entendent le groupe *albula* n'est pas isolé génétiquement du groupe *lavaretus*. On peut obtenir des hybrides aussi entre ces deux types (SVÄRDSON 1938) et l'analyse biométrique m'amène à reconnaître des cas d'introgression chez *C. albula*. M. GASOWSKA (1956) a établi que le croisement *lavaretus* × *albula* s'effectue sans difficulté, que la fécondation est normale, que les hybrides se développent et atteignent la maturité sexuelle comme les produits normaux. Le cas limite de *Coregonus* me paraît un exemple du fait que la nomenclature ne peut pas répondre fidèlement à tous les stades de l'évolution des formes. Etant un cas limite, il est d'évidence scabreux, en ce sens qu'il oblige à choisir. J'ai opté pour la solution taxonomique qui rend le mieux compte de la réalité des faits, qui est l'existence chez les Corégones d'Europe d'une demi-douzaine de formes qui se comportent, au moins dans la plupart des cas, comme des entités, définies objectivement par les moyens statistiques de la biométrie, distinctes quoique voisines, sympatriques souvent deux à deux, bref des espèces.

PREMIERS ESSAIS D'ANALYSE

Ayant à l'esprit les considérations qui précèdent et désireux d'éviter si possible de tomber dans l'arbitraire, j'ai tenté de distinguer par des moyens purement biométriques et statistiques les formes sympatriques et de reconnaître dans les différents bassins les formes ainsi caractérisées. Un tel travail me paraît la base indispensable à des études ultérieures, de nature écologique par exemple, qui infirmeront ou confirmeront la validité des types reconnus biométriquement. Après tant d'auteurs, j'ai été amené à reconnaître comme seules valables les particularités des branchiospines. Leur nombre surtout, dont on sait qu'il est fixé génétiquement, mais aussi leur longueur relative que j'ai exprimée d'abord par le nombre « d'écarts ».

J'obtiens ce nombre d'écarts en reportant au moyen d'un compas fin la longueur de la plus grande branchiospine du premier arc sur la branche inférieure de cet arc. On peut compter aisément les intervalles ou écarts interspinaux à une demi-unité près. Dans le schéma (fig. 1), par exemple, je compte $4\frac{1}{2}$.

Dans les tableaux qui suivent, les longueurs moyennes (du museau à la pointe du lobe inférieur de la caudale) sont indiquées entre parenthèses lorsque les poissons ont été mesurés après fixation. On ne tient pas assez compte, me semble-t-il, dans les études biométriques, des effets sensibles de la fixation sur les mensura-

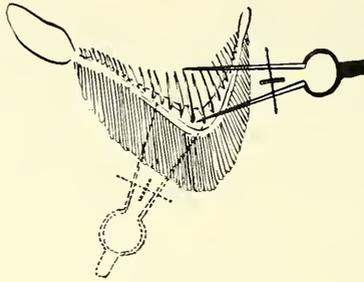


FIG. 1.

tions (voir à ce sujet KENNEDY 1943). La rétraction due au formol par exemple, peut atteindre presque 5% selon les conditions; une telle rétraction rend presque illusoire les comparaisons de certains rapports de proportions calculés sur du matériel qui n'était pas absolument frais. J'ai vérifié pour la longueur du corps les effets de la fixation en comparant sur les mêmes individus les mesures prises sur matériel frais et refaites en laboratoire. Voici quelques exemples, les nombres donnés sont des moyennes:

	Frais cm	Fixés cm	Rétra- ction %
Bläsik du Bolesjön	24,3	23,2	4,5
Storsik du Storsjön	41,7	40	4,1
Powan du Loch Lomond	28,3	27,7	2,1
Reinanke (Hallstättersee)	31,3	30,9	1,3

Je n'ai pas analysé les conditions qui déterminent l'importance de cette rétraction. La déshydratation des tissus entre la sortie de l'eau et la fixation joue un rôle évident, la concentration et la nature du fixateur également. Pour les deux premiers exemples cités, les poissons capturés en Suède du nord par quelque -20° ont gelé sur le bateau même, ils ont dégelé à la température du

TABLEAU 1

Coréogones de Suisse, de France et d'Italie

N ^o d'ordre	Population (non usuel)	Lac	Nom- bre d'indi- vidus	Nombre de branchio- spines	Ecart	Lon- gueur moy. en cm	Epoque de capture
61 1	Kropfer Kilch	Thoune Constance (Untersee)	9 70	20,8 ± 0,46 21,1 ± 0,17	3,9 ± 0,13 3,5 ± 0,08	27 27	avril nov.-déc.
sans n ^o 20	Féra vraie Sandfelchen	Léman Constance (Obersee)	6 89	(24,3) 24,6 ± 0,26	(5,1) 4,5 ± 0,08	(52) 44	coll. de musée nov. en fraie
19	Weissfelchen	Constance (Untersee)	345	25,0 ± 0,13	4,7 ± 0,04	38	nov. et juin
28 49 45 29 49 30	« Féra actuelle » Palée « Coregono » Palée = Balchen Palée « de fond » Balchen	Léman Neuchâtel Vivarone Biemme Neuchâtel Zoug	472 557 140 86 91 69	26,8 ± 0,11 26,9 ± 0,10 27,2 ± 0,22 27,5 ± 0,34 27,6 ± 0,20 27,4 ± 0,35	5,4 ± 0,05 5,3 ± 0,09* 5,1 ± 0,05 5,8 ± 0,09 5,5 ± 0,07 5,0 ± 0,10	44 41 30 41 41 44	époques diverses » printemps nov.-déc. mi-déc. en fraie juillet
31 sans n ^o	Balchen Gravenche	Thoune Léman	102 6	29,1 ± 0,18 (29,2)	5,0 ± 0,10* (5,7)	33 (35)	déc. en fraie coll. de musée
60 24	« Lavaret » Coregono bianco	Annecy Lac Majeur	509 125	31,6 ± 0,14 31,7 ± 0,25	7,2 ± 0,05 7,0 ± 0,08	— 38	époques diverses été
32 50 33 16	Bondelle Bondelle Blaufelchen Blaufelchen	Biemme Neuchâtel Constance (Obersee) Constance (Untersee)	536 436 193 61	33,6 ± 0,10 34,0 ± 0,10 36,3 ± 0,11 36,7 ± 0,27	6,8 ± 0,08* 7,6 ± 0,08* 7,6 ± 0,05 8,2 ± 0,16	32 31 34 40	août, sept. et déc. époques diverses juin et déc. époques diverses
17 42	Lavaret Gangfisch	Bourget Constance (Obersee)	98 122	38,1 ± 0,31 38,4 ± 0,26	9,2 ± 0,12 8,9 ± 0,07	36 28	printemps juin et août
22 38 23	Albock Lavaret Gangfisch	Thoune Aiguebette Constance (Untersee)	90 75 93	38,3 ± 0,22 39,2 ± 0,31 40,8 ± 0,21	9,2 ± 0,16 9,7 ± 0,13 9,5 ± 0,07	38 41 29	déc. en fraie été déc. en fraie
21	Brienztig	Brienztig	100	41,1 ± 0,20	9,7 ± 0,1	17	juillet
55	Corégone importé	Chauvet (Auvergne)	22	46,2 ± 0,42	13 ± 0,42	21	janv. et août

* Calculés sur 50 individus.
(Entre parenthèses, mesures prises sur individus fixés.)

local où je les mesurais, ils ont repris en glace dès qu'ils ont été déposés à l'extérieur. On les a expédiés dans cet état de congélation après quelques semaines. On les a de nouveau dégelés à Genève et fixés au formol à 6% environ.

Les Powans ont été fixés au formol une ou deux heures après capture, les Reinanken fixés à l'alcool à 70% aussi après quelques heures. Il résulte de ces faits que la plus grande circonspection est de rigueur lorsqu'on veut comparer biométriquement des poissons frais et du matériel de musée. Dans les tableaux 1 et suivants, je donne avec les mesures les époques de capture, les périodes de fraie étant en principe le meilleur moment pour obtenir des contingents de formes pures, ce qui n'est d'ailleurs pas une garantie. C'est pourquoi, bien que ne faisant aucun tri préalable en principe, j'ai éliminé pour le Weissfelchen par exemple, des contingents pris en fraie en novembre, quelques Blaufelchen faciles à reconnaître au sortir de l'eau et bien des Gangfisch dont le nombre de branchiospines est assez différent pour qu'une erreur d'attribution soit exclue. Un tel tri n'est guère possible d'ordinaire et il vaut mieux en principe conserver sciemment des individus d'origine incertaine que les éliminer arbitrairement dans les calculs des moyennes.

On voit que si on tient compte à la fois du nombre des branchiospines et des écarts tels qu'ils ont été définis, ces diverses populations se groupent assez clairement comme l'indiquent les subdivisions du tableau 1. J'ai montré ailleurs (DOTRENS 1955) que les populations n° 61, prétendu Lavaret d'Anney, et n° 24, *Coregono bianco* du lac Majeur, sont des hybrides, c'est pourquoi je les ai mis à part. J'ai aussi établi que le n° 45, Corégone du Vivarone, Italie, est un mélange évident de deux formes dont l'une est hybride. La nature de ces hybrides n'apparaît pas dans le tableau, elle devient évidente lorsqu'on calcule la variance, qui exprime la dispersion autour de la moyenne, comme nous le verrons plus loin. On peut aussi évaluer cette dispersion graphiquement, soit en dessinant la courbe de variabilité, comme je l'ai fait dans le travail cité, soit, pour une meilleure lisibilité, en cas de comparaison de plusieurs populations, en portant sur le graphique non plus les fréquences successives, mais les fréquences cumulées. En ordonnées, ces fréquences sont indiquées de 0 à 100%. L'emploi de l'échelle « probit » (voir BLISS 1937) sur l'axe des ordonnées

permet d'obtenir, pour une répartition rigoureusement gaussienne, une droite rectiligne oblique. Plus cette droite est oblique, plus la dispersion est grande, naturellement, l'obliquité répondant à l'étalement de la courbe en cloche correspondante. J'admets, en me basant sur mes précédentes études, que cette obliquité est le résultat soit d'une hybridation, soit d'un mélange de deux ou plusieurs formes dont les moyennes sont rapprochées. Si la droite obtenue en cumulant les fréquences successives, au lieu d'être rectiligne, présente des irrégularités vers le haut ou vers le bas, celles-ci sont négligeables, surtout pour les contingents peu nombreux, elles peuvent n'être que des irrégularités fortuites. Si en revanche la droite présente vers le milieu un décrochement pour reprendre ensuite sa direction première, elle correspond à une courbe à deux sommets, elle est alors révélatrice d'un mélange certain de deux formes.

Le graphique (fig. 2) montre la distribution des fréquences de la plupart des populations du tableau n° 1. Il est basé sur le nombre des branchiospines du premier arc et montre d'évidence que les populations considérées n'ont pas toutes la même signification.

Les traits épais: n° 1 (Kilch, Untersee), n° 20p (Sandfelchen

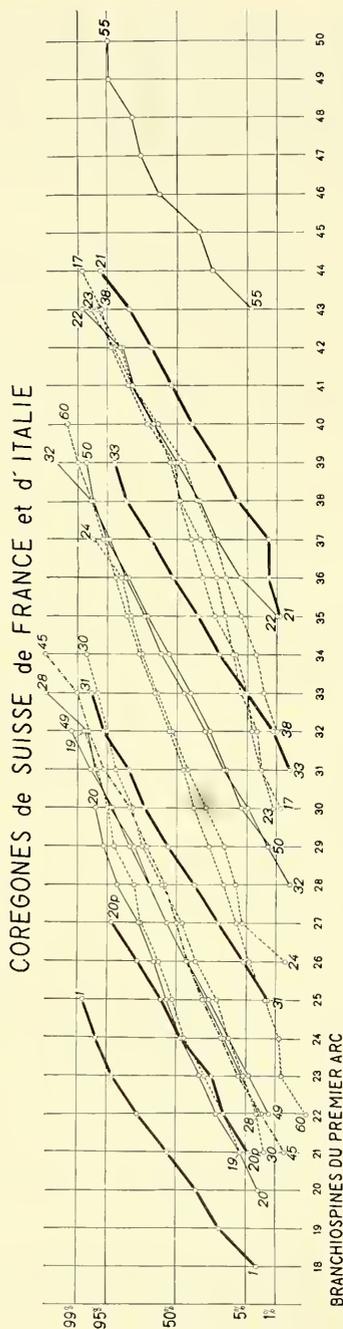


FIG. 2.

série partielle, Obersee). n° 31 (Balchen, lac de Thoune), n° 33 (Blaufelchen, Obersee), et n° 21 (Brienzzlig, lac de Brienz), sont des populations à variabilité restreinte et d'ailleurs uniforme. La série 20*p* est une partie des contingents de Sandfelchen qui forment ensemble la population n° 20. Il s'agit de 35 individus des deux frayères de Hagnau et de Salmzach où le type paraît encore pur de tout mélange.

Les traits fins continus indiquent des populations assez pures apparemment mais présentant des dispersions un peu plus étendues, résultat possible de l'introggression d'une autre forme, ou, parfois de la présence de quelques individus étrangers égarés dans les contingents. Ces populations sont le n° 20 (Sandfelchen de l'Obersee), le n° 49 (Palée du lac de Neuchâtel), le n° 28 (prétendue « Féra actuelle », en réalité Palée de Neuchâtel, introduite dans le Léman), le n° 32 (Bondelle du lac de Biemme), le n° 50 (Bondelle du lac de Neuchâtel) et le n° 22 (Albock du lac de Thoune).

Le n° 55, Corégone introduit dans le lac Chauvet en Auvergne est une forme tout-à-fait à part; la droite est une ligne brisée parce que le contingent mesuré est faible, 22 individus seulement; en comparant avec les Corégones du nord de l'Allemagne (p. 24) on se convaincra qu'il s'agit sans conteste d'une population apparentée à *Coregonus albula*, comme le prouve d'ailleurs, au premier coup d'œil, l'examen des individus qui présentent presque tous la position avancée de la mandibule inférieure, caractéristique de cette espèce¹.

Toutes les autres populations — traits pointillés — sont indéniablement des mélanges ou des hybrides.

Ce sont:

le n° 19 (Weissfelchen de l'Untersee) presque identique au n° 20, Sandfelchen, mais, d'évidence, mélangé d'intrus qui pourraient être des hybrides; le n° 45 (Corégone du Vivarone), mélange comme je l'ai déjà signalé; le n° 30 (Balchen du lac de Zoug) « *mixtum compositum* » de pisciculture; les n° 24 et 60 (lac Majeur et lac d'Annecy), hybrides résultant de l'apport et du mélange de diverses souches; le n° 23 (Gangfisch de l'Untersee) est manifestement un mélange ou un produit hybride, apparemment entre

¹ Ces poissons m'ont été envoyés par M. VIVIER, directeur de la Station centrale d'Hydrologie appliquée, Paris. Je le prie de trouver ici l'expression de toute ma gratitude.

le type Weissfelchen et le type pur tel qu'il apparaît encore dans la population naine du lac de Brienz. Je n'ai pas représenté ici le n° 42, Gangfisch de l'Obersee, qui présente la même forte dispersion mais une moyenne encore plus basse que celui de l'Untersee.

Le n° 17, enfin, Lavaret du lac du Bourget se révèle quasi-identique au Gangfisch de l'Untersee. Il faut bien, pour être logique, l'assimiler, lui aussi à une forme hybridée et non pas au Blaufelchen, comme je l'ai fait jusqu'ici dans mes travaux. Cette rectification supprime une anomalie qui m'a toujours troublé: le fait que le Lavaret fraie en beine, sous peu d'eau, ce qui n'est pas un caractère biologique de Blaufelchen. Le Lavaret du Bourget est donc une forme composite, hybride très probable de Gangfisch et d'une autre forme à nombre moindre de branchiospines. Cette affirmation paraîtra moins surprenante si on se réfère aux remarques de la page 9 et suivantes. Le n° 38, Lavaret d'Aiguebelette, est d'évidence une population analogue à celle du Bourget, mais un peu plus nettement Gangfisch.

En définitive, si on exclut les formes sujettes à caution parce qu'hybrides ou mélangées, il subsiste dans les populations des Alpes occidentales, quelques types assez nets qui permettent une répartition en première approximation. Ce sont:

1° le type Kilch,	21	branchiospines env.,	écarts env.	3,5
2° le type Sandfelchen,	24,5	»	»	env. 4,5
3° le type Balchen,	29	»	»	entre 5 et 6
4° le type Blaufelchen,	36	»	»	env. 7,5
5° le type Gangfisch,	40	»	»	env. 9,5
6° le type <i>albula</i> ,	46	»	»	env. 13.

Je continue à appeler le cinquième type Gangfisch, parce que cette forme du lac de Constance est une espèce classique, bien qu'il soit devenu difficile de l'obtenir à l'état pur. Le type est mieux représenté à l'heure actuelle par le Brienzlig et même par l'Albock du lac de Thoune.

Il s'agit, sous le n° 6, de la population acclimatée au lac Chauvet, bien distincte avec ses branchiospines très longues et très nombreuses.

Les deuxième et troisième types, Sandfelchen et Balchen, sont reliés par des intermédiaires qui sont les Palées. Celles-ci, si on en juge par leur variabilité, semblent bien résulter d'une hybridation

ancienne, ou d'une introgression d'une des formes dans l'autre. Il est intéressant de constater que FATIO, en 1890, donnait pour la Palée 22 à 28 (29) branchiospines soit sensiblement la moyenne des Sandfelchen tandis qu'à l'heure actuelle cette moyenne pour la Palée accuse 27 environ. Les Bondelles des mêmes lacs de Neuchâtel et de Biemme se rattachent au Blaufelchen, mais avec leur moyenne de 34 branchiospines elles me paraissent avoir aussi subi une introgression de l'espèce représentée par le Balchen, ce qui est rendu plausible par l'existence de Palées dites de fond qui se reproduisent tardivement, en profondeur au bord du mont et qui se rapprochent en effet des Bondelles (DOTRENS et QUARTIER 1949).

TABLEAU 2
Coréogones de Bavière et d'Autriche

N° d'ordre	Population (non usuel)	Lac	Nombre d'individus	Nombre de branchiospines	Ecart	Longueur moy. en cm	Epoque de capture
<i>1^{er} type: aucune</i>							
<i>2^e type (Sandfelchen)</i>							
48	Renke	Chiemsee	183	25,7 ± 0,15	5,2 ± 0,05	31	août
<i>3^e type (Balchen)</i>							
10 62	Reinanke Renke	Attersee Walchensee	90 27	29,0 ± 0,26 29,8 ± 0,49	6,5 ± 0,09 —	36 39	mi-octobre juin-juillet
<i>4^e type (Blaufelchen)</i>							
12 8 37 44 A	Renke Kröpfling Renke Reinanke	Ammersee Attersee Tegernsee Hallstättersee	41 54 163 20	35,4 ± 0,28 35,8 ± 0,32 37,4 ± 0,17 37,7 ± 0,34	7,9 ± 0,07 8,2 ± 0,12 8,6 ± 0,08 7,6 ± 0,14	36 31 46 31	juin mi-octobre juin novembre
11	Renke	Wurmsee	133	38,5 ± 0,22	8,8 ± 0,06	35	juin
<i>5^e type (Gangfisch)</i>							
57 44 B	Renke Reinanke	Riegsee Hallstättersee	51 65	42,0 ± 0,38 42,9 ± 0,27	9,5 ± 0,13 9,8 ± 0,11	39 32	juin novembre

On remarquera que cette répartition se superposerait parfaitement à celle de WAGLER, qui reconnaît quatre espèces, n'était le type Balchen qui lui, correspond au type *primigenius* de STEINMANN.

En sorte que je suis amené à penser que STEINMANN a bien pressenti l'existence de ce troisième type, mais qu'il l'aurait confondu avec des populations hybrides ou mélangées qui accusent un nombre moyen de branchiospines comparable.

WAGLER (1950) a publié des listes des espèces présentes dans les lacs de Bavière et d'Autriche, d'où il résulterait que deux lacs, le Chiemsee et l'Ammersee, hébergeraient ses quatre espèces. Il en existerait trois dans le Würmsee, le Traunsee, le Walchensee, le Tegernsee et l'Attersee. Dans le Chiemsee, par exemple, où le sondage que j'ai fait n'a révélé l'existence que d'une seule forme, manifestement apparentée au Sandfelchen (n° 48), il affirme l'existence du Gangfisch et du Kilch, qui vivraient côte à côte, auraient le même faible nombre de branchiospines ce qui aurait empêché les auteurs de les reconnaître: « Kilch und Gangfisch leben im Chiemsee nebeneinander, nur hat die ähnliche, niedere Reusendohrnzahl bei den Fischen die saubere Trennung bisher verhindert ». On admettra qu'il est difficile de suivre cet auteur quand ses déterminations sont à ce point subjectives. Pour le Würmsee, grâce à l'obligeante assistance du Dr REHBRONN, j'ai pu faire mieux qu'un sondage; j'ai pu disposer de plusieurs contingents successifs prélevés dans le lac à des époques différentes. (Dans le tableau, ne figurent que les individus que j'ai mesuré moi-même sur place, à l'exclusion de tous ceux qui ont été examinés pour moi à Starnberg et qui donnent le même résultat.) Dans aucun de ces contingents je n'ai pu déceler la présence des trois espèces que WAGLER pensait avoir reconnues. Ces contingents correspondent toujours au même ensemble à grande variabilité, manifestement hybridé (n° 11 du tableau).

Au Tegernsee (n° 37), j'ai déjà noté que les individus pêchés au fond étaient pratiquement identiques à ceux de pleine eau. Pour le Walchensee où WAGLER note trois espèces, j'ai obtenu du Dr SCHINDLER que j'ai plaisir à remercier ici, deux petits échantillons, 27 individus en tout, qui donnent l'impression d'une population intimement mélangée, hybride probablement des populations qu'on y a certainement introduites. Le tableau comporte encore le

résultat d'un sondage effectué en période de fraie au lac de Hallstatt, grâce à l'aide bienveillante du Dr EINSELE. Les Reinanken pêchés en un ou deux jours en novembre appartenaient d'évidence à deux formes différentes que j'ai séparées après coup, artificiellement. J'avais noté sur place, par chance, les femelles qui n'étaient pas mûres; presque toutes accusèrent un nombre de branchiospines relativement faible et montrèrent des branchiospines relativement courtes. Séparées du lot principal avec les mâles qui d'évidence présentaient des caractères analogues, elles ont constitué le groupe « inférieur » n° 44 A. Pour plusieurs de ces individus, j'avais noté au passage des indications telles que « museau pointu », « nageoires très enfumées », « très noircissant » qui me suggéraient l'idée qu'il pouvait s'agir de vrais Blaufelchen. Il est probable qu'en fixant son attention sur ces caractères en partie fugaces, on pourrait d'une manière satisfaisante sélectionner sur place les deux formes. Tout me porte à penser que la forme 44 B, autochtone sans doute, est un Gangfisch et que l'autre, 44 A, a été importée (du Mondsee ?); celle-ci, qui n'est pas mûre en novembre, est un Blaufelchen. Or WAGLER, n'indique pour le lac de Hallstatt que le seul Blaufelchen auquel il attribue une moyenne du nombre de branchiospines égale à 41,9. Je trouve pour l'ensemble du contingent que j'ai mesuré, 85 individus dont 65 du groupe « supérieur »: $41,7 \pm 0,33$.

Le tableau n° 2 ne fournit qu'un aperçu des Corégones de Bavière et d'Autriche, il correspond à une première reconnaissance, mais suffisante pour montrer que le système manifestement artificiel de WAGLER pour ces régions doit être entièrement revu et objectivement corrigé. Il est en effet possible qu'il existe des Kille au Chiemsee et dans l'Ammersee, mais je n'ai pas eu l'occasion de les rencontrer.

Le graphique (fig. 3) correspond au tableau 2.

Parmi les populations relativement pures — traits pleins — le n° 48, Renke du Chiemsee, doit être rapporté au Sandfelchen, les n° 8 (Kröpfling Attersee) 12 (Renke Ammersee) et 37 (Renke Tegernsee) doivent être considérés comme des Blaufelchen encore suffisamment caractéristiques; de même que 44 A produit de triage.

Les nos 57 (Renke du Riegsee) et 44 B ne peuvent être que des Gangfisch malgré leur taille, considérable surtout chez les Renken

TABLEAU 3

Corégones du Nord: Holstein (Allemagne), Jutland (Danemark), Jämtland (Suède)

N° d'ordre	Population (non usuel)	Lac	Nombre d'individus	Nombre de branchiospines	Écart	Longueur moy. en cm	Epoque de capture
<i>1^{er} type: Kilch</i>							
26 47 2	Storsik " " "	Näckten (S.) Ismundsjön Storsjön	55 13 61	20,7 ± 0,22 21,9 ± 0,47 22,0 ± 0,22	3,1 ± 0,06 3,4 ± 0,08 3,8 ± 0,08	(36) (40) 39	déc. en fraie " " nov. en fraie
<i>2^e type: Sandfelchen</i>							
56 27	Grosse Maräne Älvsik	Selentersee (A) Storsjön (S.)	118 101	24,2 ± 0,16 26,9 ± 0,31	4,5 ± 0,05 4,8 ± 0,10	42 26	août octobre en fraie
<i>3^e type: Balchen</i>							
15 13 9	Storsik Älvsik Schnäpel	Landösjön (S.) Alsensjön Ringköbbing (D.)	24 94 86	28,5 ± 0,30 28,8 ± 0,25 29,1 ± 0,19	5,1 ± 0,15 5,3 ± 0,09 5,8 ± 0,07	36 (25) (34)	nov. en fraie fin nov. en fraie " "
46	Bläsik	Storsjön (S.) (Änge)	186	30,4 ± 0,29	5,9 ± 0,10	(22)	novembre
<i>4^e type: Blaufelchen</i>							
34 25 51 52	Storsik " " Bläsik Älvsik	Skällbrägdén Fullsjön Bolesjön Bolesjön (Hälltagruppen)	74 22 20 44	36,2 ± 0,43 36,2 ± 0,37 36,3 ± 0,38 36,3 ± 0,34	6,0 ± 0,12 7,9 ± 0,17 7,5 ± 0,16 7,2 ± 0,12	(28) (36) 24 23	janv. en fraie début déc. en fraie fin nov. en fraie mi-déc. en fraie
36 35 14	Gräsik Älvsik Smäsik	Revsundsjön Gröttingen Sundsjön	75 49 96	36,6 ± 0,22 36,8 ± 0,29 37,1 ± 0,21	7,3 ± 0,09 8,5 ± 0,13 7,4 ± 0,06	31 29 (24)	fin nov. en fraie fin nov. en fraie mi-déc. en fraie
<i>5^e type: Gangfisch</i>							
39 41	Smäsik Älvsik	Näckten Bödsjön	50 30	39,3 ± 0,23 40,0 ± 0,44	9,2 ± 0,13 8,4 ± 0,17	(16) 30	janv. en fraie fin nov. en fraie
43	Smärling	Locknesjön	99	41,9 ± 0,25	9,9 ± 0,09	22	janv. en fraie
<i>6^e type: Coregonus albula</i>							
54 58 59 53	Kleine Märané " " " " " "	Plönersee (A.) Dieksee Pönitzersee Schalsee	97 100 100 21	42,6 ± 0,23 42,6 ± 0,19 43,0 ± 0,17 43,2 ± 0,34	13,3 ± 0,10 13,5 ± 0,11 13,8 ± 0,10 13,9 ± 0,27	21 21 21 23	août " " " " " "

(Entre parenthèses, mesures prises sur individus isolés.)

COREGONES de BAVIERE et d'AUTRICHE

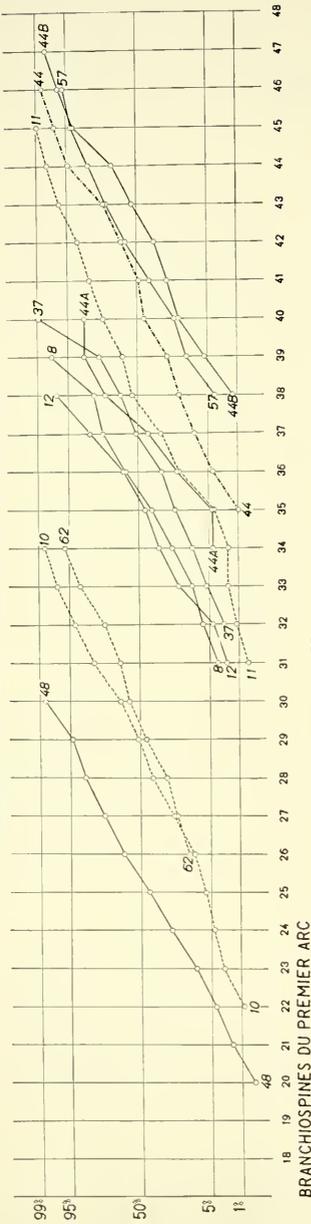


FIG. 3.

COREGONES NORDIQUES (HOLSTEIN - JUTLAND - JAMTLAND)

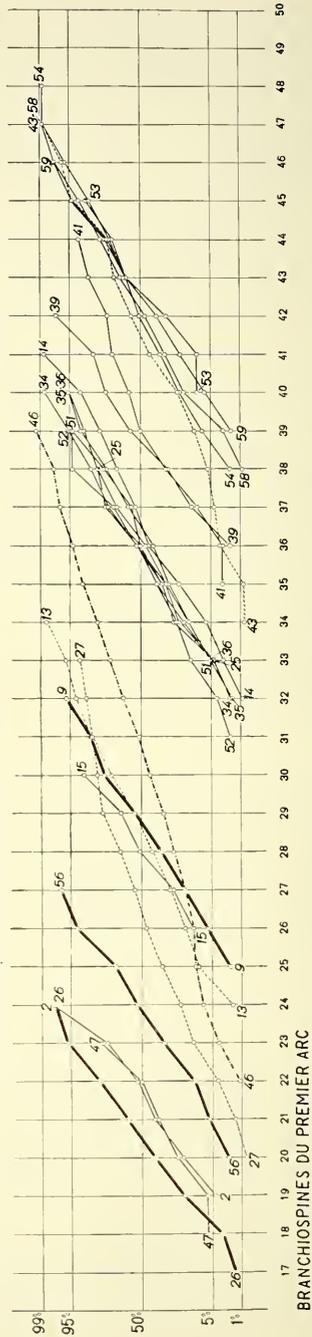


FIG. 4.

du Riegsee. Les trois autres populations — traits pointillés — sont hybridées, ce sont celle du Walchensee (n° 62) et la Reinanke de l'Attersee (n° 10) qui par leurs moyennes répondent au Balchen, puis le n° 11 (Würmsee) qui me paraît un hybride manifeste de Gangfisch et de Blaufelchen. Le n° 44, combinaison de 44 A et 44 B, montre l'aspect de la courbe dans le cas du mélange de deux formes différentes.

Dans l'ensemble, il me paraît remarquable qu'aucune des populations que j'ai examinées en Bavière et en Autriche ne présente la dispersion restreinte des formes vraiment pures. Les manipulations de l'homme dans ces deux régions ont été telles qu'il n'y subsiste vraisemblablement plus de formes intactes et typiques.

Je suis redevable de la possibilité d'avoir étudié les Corégones du Nord à la bienveillante assistance du Professeur THIENEMANN, Plön, du D^r MARRE, Kiel, du D^r CURRY-LINDAHL, Stockholm, et du D^r SVÄRDSON, Drottningholm. Qu'ils veuillent bien trouver ici l'expression de toute ma gratitude.

On remarquera d'emblée que le classement des populations nordiques selon les types reconnus dans les lacs alpins ne semble offrir aucune difficulté.

Le graphique (fig. 4) présente la dispersion pour chacune des populations du tableau 3. On y retrouve les mêmes caractéristiques que dans les Corégones des Alpes, et même des populations à faible dispersion dont la courbe — en traits épais — se superpose presque exactement à celle des populations alpines typiques correspondantes.

Dans le premier groupe, type Kilch, le Storsik du Näckten (n° 26) paraît le plus pur tandis que le Storsik de l'Ismundsjön (n° 47), mais qui n'est représenté que par 13 individus, et surtout celui du Storsjön (n° 2) pourraient bien comporter des individus du type Sandfelchen ou avoir subi une certaine introgression.

Le deuxième type n'est représenté que par la Grande Marène du Selentersee, que THIENEMANN a distinguée naguère sous le nom de *Coregonus holsatus*. Il ne fait pas de doute que cette Marène du Holstein est un Sandfelchen typique. Le n° 27, tout au contraire, est certainement une population hybridée. Le contingent a été pêché sur les frayères d'Ytterån, il paraît parfaitement homogène, l'hypothèse d'un éventuel mélange doit donc être rejetée. Le Bläsik du même Storsjön figure à part au bas du troisième groupe.

Le graphique (fig. 4) montre que les contingents (n° 46) capturés eux aussi sur un seul emplacement de fraie, sous le barrage d'Ånge, appartiennent à une population composite. Il s'agit d'un mélange indéniable de deux formes. La moins abondante ne se distingue guère à première vue que par un nombre moindre de branchiospines. J'ai trié, après coup et artificiellement les individus formant la partie inférieure de la courbe bimodale, et obtenu ainsi le « groupe inférieur d'Ånge », les individus restants formant le groupe supérieur. Voici le résultat de ce tri :

Groupe	Nombre d'individus	Nombre de branchiospines	Ecarts	Nombre d'écaillés latérales	Longueur moyenne en cm.
Inférieur . .	35	$24,9 \pm 0,30$	$3,9 \pm 0,08$	96	24
Supérieur . .	140	$31,8 \pm 0,24$	$6,3 \pm 0,09$	93	21

On voit que le groupe inférieur peut être interprété comme appartenant au type Sandfelchen, il se distingue par une taille moyenne supérieure à celle de l'autre groupe. Celui-ci, vu sa variabilité ne peut guère être considéré que comme un hybride. Le barrage d'Ånge fonctionnant comme une trappe pour les Corégones qui arrivent sur leurs frayères, on peut se demander dans quelle mesure cette intervention humaine a favorisé ou même provoqué cette hybridation. On pourra comparer cette population composite à celle du lac de Vivarone (DOTRENS 1955) où l'intervention humaine a mélangé une forme hybridée avec une forme importée séparément.

Le Storsjön, qui est le plus vaste lac du Jämtland, héberge quatre espèces différentes de Corégones. Malgré le dévouement si attentif de M. LUNDGREN, Fiskerikonsultent à Östersund, je n'ai pu mesurer que le Storsik capturé sur les frayères des rapides de Kwissle, en novembre, l'Älvsik d'Ytterån et le Blåsik d'Ånge qui frayent également en rivière à peu près à la même époque. Je n'ai pas pu obtenir de Blåsik, ni de Planktonsik, qui frayent au lac en décembre-janvier d'après LUNDGREN. Je ne peux donc pas juger personnellement de la nature de ces formes qui sont peut-être pures (d'après la table, p. 154, de SVÄRDSON (1953), le planktonsik avec br. = 37,6 me paraît une population pure, tandis que le Blåsik avec br. = 32,8 serait hybridé). Je suis surpris du mélange

évident et de l'hybridation presque certaine des populations pêchées à Ytterån et à Änge. Même le Storsik pêché dans les courants de de Kwissle pourrait bien être mélangé, l'inflexion de la droite entre 25 et 75% étant considérable pour un contingent de 60 individus.

Cette impureté des populations se retrouve dans l'Alsensjön, qui n'est séparé du Storsjön que par le courant d'Ytterån. Le n° 13, Älvsik de l'Alsensjön, provient de la frayère de Vaplan, au débouché dans ce lac du courant provenant du Näldsjön. Cette population, bien que se rapportant apparemment au type Balchen, présente une dispersion exagérée. Quant au n° 15, Storsik du Landösjön, il ne s'agit que d'un contingent restreint et par conséquent discutabile. Il paraît typique du groupe Balchen, mais SVÄRDSON (communication personnelle) me fait remarquer qu'il doit s'agir en réalité d'un mélange résultant de l'immersion dans le lac voisin, Rönnösjön, d'une forme à 25-26 branchiospines qui s'est ensuite propagée pour rejoindre la population existant déjà dans le Landösjön. Il s'agit donc d'un cas qu'il faudrait élucider (voir p. 52).

En définitive, je n'ai rencontré, du type Balchen dans le Nord, que le seul Schnäpel du Ringköbbingfjord, n° 9, qui soit vraiment typique. Il s'agit d'un contingent que j'ai reçu d'une maison de commerce d'Esbjerg, Jutland, grâce à l'entremise aimable de M. C. J. RASMUSSEN, Charlottenlund. Le Schnäpel présente l'homogénéité parfaite et la dispersion restreinte des populations pures. Je le considérerais volontiers comme le type même du troisième groupe, il est d'ailleurs indiscernable du Balchen de Thoune pour la moyenne du nombre des branchiospines: $29,1 \pm 0,18$ ou 0,19. SVÄRDSON (1957) donne un relevé de diverses populations des côtes de la Baltique parmi lesquelles un certain nombre présentent une moyenne voisine de celle du Schnäpel. Il les considère (communication personnelle) comme le résultat de la fusion complète des formes à 25-27 branchiospines et 29-31 branchiospines qui sont nettement séparées ailleurs. Je reviendrai sur cette importante divergence d'interprétation (p. 36).

Par contraste avec le troisième groupe, le quatrième, dans le Jämtland est d'une homogénéité qui ne laisse rien à désirer. Dans cette province, en tout cas, le quatrième type, qu'il s'appelle Blåsik, Gråsik, Älvsik, Småsik voire même Storsik, est toujours parfaitement reconnaissable et accuse très nettement 36 ou 37 branchiospines en moyenne. Les n°s 51 et 52, Blåsik et Älvsik

du Bolesjön ne diffèrent guère que par l'emplacement de leurs frayères. En effet, on entend sous le nom de Hällstgruppen un chapelet de petits lacs dont l'émissaire aboutit au Revsundsjön. Le Bolesjön est le lac médian de la série. La frayère de Ballstaon, où se réunissent les Älvsik est sur la rivière en amont, celle où s'assemblent les Blåsik est à l'aval.

Je n'ai obtenu aucune population dans le Jämtland qui ait une moyenne de 31 à 34 branchiospines caractéristique de *Coregonus lavaretus* d'après SVÄRDSON. Mais cet auteur indique lui-même l'existence en Scandinavie de populations à 36-37 branchiospines dont la variabilité n'est pas supérieure à celle des populations à 31-34 branchiospines, au contraire, et qui répondraient parfaitement au type tel que je l'admets ici. L'examen plus attentif de ce quatrième groupe montrera sans doute les raisons de la fluctuation de ces moyennes selon les populations.

Le cinquième groupe, type Gangfisch, n'est guère représenté dans les contingents que j'ai pu mesurer dans le Jämtland, il paraît manquer totalement en Allemagne du Nord. Seul, le n° 29, Småsik du Näckten, qui fraie au bord du lac sauf erreur, paraît en être un représentant authentique. Le n° 41, Älvsik du Bodsjön, dont la frayère se situe dans des rapides et qui se reproduit en novembre paraît moins pur, mais le petit contingent de 30 individus que j'ai eu entre les mains est trop faible pour permettre une affirmation. La moitié au moins des individus capturés en fin de fraie se sont révélés de véritables pillards de leurs propres œufs. Dans le cas particulier, en tout cas, la notion d'anorexie de reproduction m'a paru presque un mythe !

Quant au n° 43, Smärling du Locknesjön, qui fraie au lac fin décembre-janvier, il est indubitablement une forme composite, un hybride, car les courbes de variabilité des divers caractères sont régulières. Or, ce ne peut être qu'un hybride de Gangfisch et de petite Marène. En effet, la plus grande partie de la courbe des fréquences des branchiospines se superpose à celle qui est typique de *Coregonus albula*. Mais on ne trouve qu'un nombre restreint d'individus présentant une nette proéminence de la mandibule inférieure, la plupart ayant une bouche terminale ou même inférieure. D'autre part, le nombre d'écart correspondant à la plus grande branchiospine, presque 10 en moyenne, est intermédiaire entre les moyennes du cinquième type et celles des *albula*. Si

l'interprétation est juste, ce Smärling serait la preuve que *Coregonus albula* ne se singularise en aucune façon et ne s'oppose par conséquent pas à l'ensemble des autres Corégones. Le sixième type est représenté par les populations de *C. albula* du Holstein. Ces populations forment un groupe compact, un ensemble uniforme. Pourtant, l'examen des courbes de variation montre que les lacs, comme le Plönersee, qui hébergent d'autres Corégones ont des populations d'*albula* plus fluctuantes. Introgession vraisemblable et indice de plus que *C. albula* n'est qu'une espèce parmi d'autres du même genre.

Avant de passer aux Corégones de Grande Bretagne, il n'est peut-être pas superflu de confronter les résultats de mes mesures en Suède avec ceux de SVÄRDSON (1957) quand ils sont comparables. Dans le tableau n° 4, je reprends mes propres données en les présentant dans l'ordre géographique suivi par cet auteur :

TABLEAU 4

Corégones du système de la rivière Indalsälven

	Svärdson		Moi-même	
Storsjön (Kwistleströmmen) . . .	49 ind.	22,1	61 ind.	22,1 ± 0,22
Näckten	120 ind.	38,9	50 ind.	39,3 ± 0,23

Corégones du système de la rivière Ljungan

Locknesjön gr. sup. env.	130 ind.	(41,5)	99 ind.	41,9 ± 0,25
Revsundsjön	167 ind.	36,7	75 ind.	36,6 ± 0,22
Sundsjön	50 ind.	37,2	96 ind.	37,1 ± 0,21

La correspondance est tout-à-fait satisfaisante.

Je dois mon matériel de Grande-Bretagne à l'aide cordiale de plusieurs collègues à qui va toute ma reconnaissance: D^r E. TREWAVAS, British Museum, D^r W. FROST, Laboratoire de Windermere, D^r H. D. SLACK, Glasgow, D^r J. W. JONES, Liverpool, et le Professeur GRESSON qui m'a procuré les Corégones d'Irlande du Nord.

Le tableau 5 est difficile à interpréter. Il est indispensable pour le comprendre de considérer la dispersion pour chaque population, telle qu'elle ressort du graphique (fig. 5).

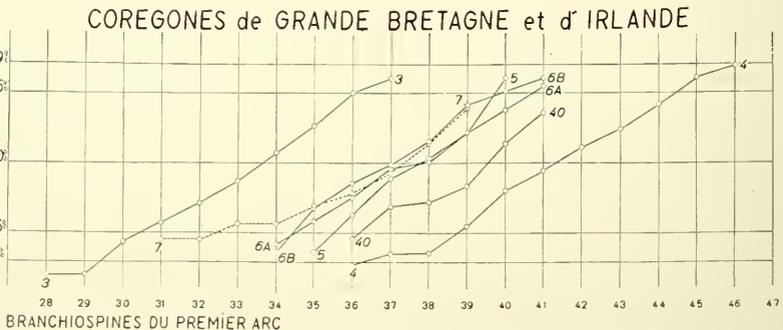
La population la plus pure est apparemment le Pollan du Lough Neagh (n° 5) dont le nombre de branchiospines est faible pour un Gangfish, mais la longueur relative des branchiospines est caractéristique (écarts: 9,3).

TABLEAU 5
Corégones de Grande-Bretagne et d'Irlande

N° d'ordre	Population	Lac	Nombre d'individus	Nombre de branchio-spines	Ecart	Long. en cm	Epoque de capture
<i>1^{er} type: Kileh, aucune</i>							
<i>2^e type: Sandfelchen, aucune</i>							
<i>3^e type: Balchen, aucune</i>							
<i>4^e type: Blaufelchen</i>							
3 6 B 7	Powan Skelly Gwyniad	Loch Lomond Ullswater Bala (Tegid)	387 59 23	$33,9 \pm 0,08$ $37,1 \pm 0,21$ $37,3 \pm 0,40$	$6,7 \pm 0,04$ $8,2 \pm 0,12$ $8,1 \pm 0,2$	28 38 (24)	diverses époques printemps de collections
6 A	Skelly	Haweswater	35	$37,7 \pm 0,30$	$9,0 \pm 0,12$	32	printemps
<i>5^e type: Gangfisch</i>							
5 40	Pollan Gwyniad	Long Neagh Bala (Tegid)	98 52	$38,2 \pm 0,15$ $39,5 \pm 0,23$	$9,3 \pm 0,08$ $8,1 \pm 0,13$	26 (26)	printemps novembre
<i>6^e type: albula</i>							
4	Pollan	Lough Erne	94	$41,8 \pm 0,20$	$12,4 \pm 0,11$	(26)	printemps

(Entre parenthèses, mesures prises sur individus fixés.)

FIG. 5.



Le Powan du Loch Lomond, n° 3, est une population homogène placée pour le nombre des branchiospines à la limite inférieure du type Blaufelchen. Dans ma note au Congrès de Londres (DOTTRENS 1958), j'avais admis, pour cette population une certaine introgression, qui est possible mais non évidente. Les Skellies, 6 A et 6 B, sont certainement apparentés mais celui de Haweswater, 6 A, avec le décrochement de la droite de dispersion aux environs de 50 % donne l'impression d'un mélange. Le nombre d'individus considérés n'est pas suffisant pour être affirmatif. Il se pourrait qu'il s'agisse d'un Blaufelchen, comme le Skelly de Ullswater, mais ayant subi une notable introgression. La population du lac Bala (Llyn Tegid) est d'évidence composite. Les exemplaires de collections de Londres et de Liverpool qui constituent la série n° 7 se rattachent sans aucun doute au type Blaufelchen mais la variabilité du nombre des branchiospines présente une anomalie troublante. Ceux de la population n° 40 pêchés en novembre 1955 par le Dr J. W. JONES sont incontestablement du type Gangfisch. Ils ont seulement des branchiospines très souvent lésées et le nombre moyen des écarts, 8,1 seulement, s'en trouve accidentellement abaissé.

Le Pollan du Lough Erne enfin, n° 4, qui est incontestablement une petite Marène, *C. albula*, n'est pas une population pure. Elle a subi une introgression d'une forme analogue à celle du Lough Neagh. En effet, si la longueur relative des branchiospines est typiquement *albula*, la moyenne du nombre des branchiospines se rapproche de celle des Gangfisch, tandis que la dispersion est celle d'une population plus ou moins hybridée. Il est remarquable qu'il n'y ait, dans les eaux intérieures britanniques aucune population des trois premiers types.

TABLEAUX RÉCAPITULATIFS

Les quelque 60 populations que j'ai étudiées biométriquement peuvent se classer, quant à la variabilité du nombre des branchiospines, mais d'une manière quelque peu arbitraire, en trois catégories: populations pures ou relativement pures, populations relativement peu modifiées par mélanges, introgression ou hybridations, populations nettement altérées.

Je me suis basé, pour faire ce triage sur la variance exprimée par la formule $V = \frac{\sum (xi - \bar{x})^2}{n}$, qui est le carré de l'écart-type ou standard deviation. Je fournis également dans chaque cas le coefficient de variabilité $V = \frac{100 \sqrt{\frac{\sum (xi - \bar{x})^2}{n}}}{\bar{x}}$ qui d'après M.

LAMOTTE (1948) permettrait mieux de comparer la dispersion des diverses distributions puisqu'il est la mesure de la dispersion relative. On observera que cette dispersion relative est nettement supérieure dans les populations à branchiospines nombreuses, ce qui va de soit si la variance est constante d'un type extrême à l'autre, du moins apparemment, chez les populations pures.

Si on considère les seules populations relativement pures du tableau n° 6, on ne peut être que frappé de la clarté de leur classement en 6 types distincts. Tout au plus peut-on remarquer l'anomalie présentée par le Skelly de Haweswater pour le nombre d'écart qui correspond au type Gangfisch alors que le nombre de branchiospines peut encore être considéré comme à la limite au moins des Blaufelchen. J'ai déjà dit qu'il pourrait s'agir d'introgression, mais un mélange n'est pas exclu. Le nombre des individus pris en considération étant relativement petit, il faudrait reprendre les populations de Skellies comme du reste le Gwyniad du lac Bala pour déterminer leur statut exact. On remarquera aussi la faible différence pour les écarts entre le type Sandfelchen et le type Balchen. Cependant, là encore, l'anomalie du Renke du Chiemsee peut s'interpréter comme un mélange ou une hybridation d'autant plus que la variance est telle que cette population pourrait tout aussi bien figurer au tableau n° 7.

Dans le tableau n° 8, populations altérées, il ne subsiste plus que deux groupes. Les populations remaniées par l'homme ou celles qui ont éventuellement subi les vicissitudes de mélanges naturels (auxquels je ne crois guère, en tout cas pour les Corégones alpins) se groupent autour des moyennes du type Balchen et du type Gangfisch. J'ai longtemps admis que les moyennes voisines de 29 branchiospines étaient celles de populations mélangées ou hybridées, parce que c'est d'évidence le cas pour les Corégones d'Italie par exemple.

Je dois reconnaître aussi que le Balchen, forme relativement

TABLEAU 6

*Populations pures ou relativement pures
(variance jusqu'à 4 au maximum)*

N ^o d'ordre	Population	Lac	Branchio- spines	Va- riance	Coeff. de variab.	Ecart ^s
<i>Type Kilch</i>						
21	Storsik	Näckten	20,7 ± 0,22	2,63	7,82	3,1
61	Kropfer	Thoune	20,8 ± 0,46	1,69	6,26	3,9
1	Kilch	Constance	21,1 ± 0,17	2,45	7,43	3,2
47	Storsik	Ismundsjön	21,9 ± 0,47	2,89	7,78	3,4
2	Storsik	Storsjön	22 ± 0,20	2,33	6,94	3,8
<i>Type Sandjelchen</i>						
56	Grosse Maräne	Selentersee	24,2 ± 0,16	2,86	6,98	4,5
—	Féra ancienne	Léman	24,3 ± 0,65	2,25	6,10	(5,1)
20 p	Sandfelchen (part.)	Constance	24,7 ± 0,31	3,31	7,38	4,5
48	Renke	Chiemsee	25,7 ± 0,15	4,05	7,82	5,2
<i>Type Balchen</i>						
15	Storsik	Landösjön	28,5 ± 0,30	2,17	5,17	5,1
9	Schnäpel	Ringköbbing	29,1 ± 0,19	3,07	6,02	5,8
31	Balchen	Thoune	29,1 ± 0,18	3,43	6,36	5,0
<i>Type Blaufelchen</i>						
3	Powan	Lomond	33,9 ± 0,08	2,74	4,90	6,7
12	Renke	Ammersee	35,4 ± 0,28	3,14	5,00	7,9
25	Storsik	Fullsjön	36,0 ± 0,37	2,81	4,68	7,9
34	Storsik	Skällbrägdén	36,2 ± 0,23	3,80	5,38	6,0
51	Bläsik	Bolesjön	36,3 ± 0,38	2,89	4,69	7,5
33	Blaufelchen	Constance (Obersee)	36,3 ± 0,11	3,47	5,14	7,6
36	Gräsik	Revsundsön	36,6 ± 0,22	3,69	5,26	7,3
6 B	Skelly	Ullswater	37,1 ± 0,21	2,95	4,31	8,2
7	Gwyniad	Bala (Tegid)	37,3 ± 0,40	3,76	5,20	8,1
44 A	Reinanke (triés)	Hallstättersee	37,7 ± 0,34	2,36	4,08	7,7
6 A	Skelly	Haweswater	37,7 ± 0,30	3,11	4,69	9,0
<i>Type Gangfisch</i>						
5	Pollan	Lough Neagh	3,82 ± 0,14	2,03	3,73	9,3
39	Smäsik	Näckten	39,2 ± 0,23	2,42	3,96	9,2
40	Gwyniad	Bala (Tegid)	39,5 ± 0,23	2,67	4,14	8,1
23	Gangfisch	Constance (Untersee)	39,5 ± 0,19	3,96	4,87	9,5
21	Brienzzlig	Brienzz	41,1 ± 0,2	3,84	4,77	9,7
57	Renke	Riegsee	42,0 ± 0,28	3,92	4,71	9,5
<i>Type albula</i>						
4	Pollan	Lough Erne	41,7 ± 0,20	3,49	4,67	12,4
58	Kleine Maräne	Dieksee	42,6 ± 0,19	3,71	4,50	13,5
59	»	Pönitzersee	43,0 ± 0,17	2,75	3,90	13,8
53	»	Schalsee	43,2 ± 0,34	2,54	3,69	13,9
55	Corégone importé	Chauvet	46,2 ± 0,42	3,97	4,31	13,0

TABLEAU 7

*Populations relativement peu modifiées par mélanges ou introgression
(variances entre 4 et 6)*

N° d'ordre	Population	Lac	Branchio- spines	Va- riance	Coeff. de variab.	«Écarts»
<i>Type Kilch. — Aucune</i>						
<i>Type Sandfelchen</i>						
20	Sandfelchen	Constance (Obersee)	24,6 ± 0,26	5,71	9,73	4,5
19	Weissfelchen	Constance (Untersee)	25,0 ± 0,13	5,56	9,45	4,7
<i>Type Balchen</i>						
28	Corégone actuel	Léman	26,8 ± 0,11	5,47	8,72	5,4
49	Palée	Neuchâtel	26,9 ± 0,10	5,14	8,42	5,3
49	Palée de fond	»	27,6 ± 0,21	4,12	7,42	5,5
(part)						
13	Älvsik	Alsensjön	28,8 ± 0,25	5,84	8,41	5,3
10	Reinanke	Attersee	29,0 ± 0,26	6,06	8,48	6,5
<i>Type Blaufelchen</i>						
32	Bondelle	Bienne	33,6 ± 0,10	4,90	6,59	6,8
50	Bondelle	Neuchâtel	33,9 ± 0,15	4,98	6,58	7,6
8	Kröpfling	Attersee	35,9 ± 0,30	4,54	6,21	8,2
52	Älvsik	Bolesjön	36,3 ± 0,34	5,05	6,20	7,2
16	Blaufelchen	Constance (Untersee)	36,7 ± 0,27	4,30	5,65	—
35	Älvsik	Gröttingen	36,8 ± 0,29	4,1	5,51	8,5
14	Småsik	Sundsjön	37,1 ± 0,21	4,22	5,52	7,4
37	Renke	Tegerensee	37,4 ± 0,17	4,95	5,95	8,6
<i>Type Gangfisch</i>						
22	Albock	Thoune	38,3 ± 0,22	4,40	5,48	9,2
41	Älvsik	Bodsjön	40,0 ± 0,44	5,83	6,04	8,4
44 B	Reinanke	Hallstättersee	42,9 ± 0,27	4,62	5,01	9,8
<i>Type albula</i>						
54	Kleine Maräne	Plönersee	42,6 ± 0,23	5,03	5,27	13,3

TABLEAU 8

*Populations altérées par mélanges ou hybridations
(variances supérieures à 6)*

<i>Type Kilch. — Aucune</i>						
<i>Type Sandfelchen. — Aucune</i>						
Formes intermédiaires à moyennes du type <i>Balchen</i>						
27	Älvsik	Storsjön (Ytterån)	26,9 ± 0,31	9,70	11,59	4,8
45	Coregono	Vivarone	27,2 ± 0,22	7,01	9,76	5,1
30	Balchen	Zoug	27,4 ± 0,35	8,43	10,61	5,0
29	Palée	Bienne	27,5 ± 0,34	9,74	11,35	5,8
62	Renke	Walchensee	29,8 ± 0,49	6,52	8,57	—
46	Bläsik	Storsjön (Änge)	30,4 ± 0,27	14,34	12,47	5,9
60	« Lavaret »	Annecy	31,6 ± 0,14	10,17	10,11	7,2
24	Coregono bianco	Majeur	31,7 ± 0,25	8,05	8,97	7,0
<i>Type Blaufelchen — Aucune</i>						
<i>Type Gangfisch</i>						
17	Lavaret	Bourget	38,1 ± 0,31	9,38	8,04	9,2
42	Gangfisch	Constance (Obersee)	38,4 ± 0,26	8,66	7,67	8,9
11	Renke	Wurmsee	38,5 ± 0,22	6,16	6,45	8,8
38	Lavaret	Aiguebelette	39,2 ± 0,31	7,24	6,87	9,7
44	Reinanke (non triés)	Hallstättersee	41,7 ± 0,33	9	7,19	10,0
43	Smärling	Locknesjön	41,9 ± 0,25	6,14	5,91	9,9
<i>Type Albula. — Aucune</i>						

pure du lac de Thoune — qui serait encore plus pure si l'on avait pas introduit de la Palée du lac de Neuchâtel qui fraie dans les mêmes conditions — pourrait logiquement être considéré comme un hybride de Sandfelchen et de Blaufelchen, deux types qui manquent dans ce lac alors que le Balchen y cohabite avec un Gangfisch (l'Albock) et un Kilch (le Kropfer). Mais cette interprétation, la fusion du Sandfelchen et du Blaufelchen, se heurte au

fait que justement ces deux espèces paraissent le moins aptes à se mélanger, du fait de leurs habitudes reproductrices, l'une frayant au bord sous peu d'eau, l'autre au large ou en profondeur. Le Balchen fraie au bord sur fond caillouteux. Il faudrait alors admettre que cette fusion aurait été antérieure à l'installation des habitudes reproductrices actuelles, c'est-à-dire très ancienne. Sinon, comment expliquer pourquoi dans ce lac de Thoune, Blaufelchen et Sandfelchen n'ont pas conservé leur autonomie, comme ailleurs ? S'ils ont fusionné naturellement, c'est qu'ils n'étaient que deux sous-espèces et le système s'effondre qui subdivise le genre *Coregonus* en 5 ou 6 espèces distinctes. Cette remarque vaut aussi pour le Schnäpel danois, si semblable au Balchen du lac de Thoune: si le long des côtes de la Suède et du Danemark deux formes distinctes ont fusionné par places pour produire un type intermédiaire comme le Schnäpel, c'est que ces deux formes n'avaient pas atteint le statut spécifique.

L'éventualité d'une fusion complète Sandfelchen \times Blaufelchen étant admise, comment expliquer que la variabilité du nombre des branchiospines chez le produit, Balchen ou Schnäpel, soit du même ordre de grandeur que celui des formes souches ? Cette variabilité devrait être nettement supérieure, comme celle des populations du tableau n° 8, celle, par exemple du Balchen du lac de Zoug dont on peut être certain qu'il est bien, lui, un produit d'hybridation Sandfelchen \times Blaufelchen, compliqué d'ailleurs d'apports extérieurs. Est-ce qu'un produit hybride, à la longue tend à une réduction de cette variabilité par élimination progressive des cas extrêmes ? Le type Balchen serait alors soit une forme originelle comparable aux autres types, soit le produit ancien d'une fusion, dans certaines conditions particulières, de deux espèces déjà constituées, mais non parfaitement isolées génétiquement, et par conséquent la reconstitution, en quelque sorte d'une espèce antérieurement existante. Ce type se présente biométriquement comme une forme distincte, capable de se maintenir sympatriquement avec d'autres formes voisines, et, par conséquent, selon la doctrine à laquelle je me rattache, il constitue, lui aussi, une espèce valable.

Quant aux populations plus ou moins composites qui conservent plus ou moins le type Gangfisch, je pense qu'il peut s'agir surtout d'introgessions plus ou moins prononcées de formes sympatriques

avec le Gangfisch et qui fraient, comme lui, sur les bords, au moins dans nos lacs alpestres, c'est-à-dire, selon les cas, de Sandfelchen ou de Balchen. Mais ce sont presque toujours des produits artificiels dus aux pratiques piscicoles.

PRISE EN CONSIDÉRATION DU RAPPORT
BRANCHIOSPINE SUR ARC

Le classement en fonction du nombre des branchiospines et de la longueur relative des branchiospines exprimée par les écarts, définis p. 13, aboutit à distinguer les formes à faible dispersion du tableau n° 6 et à la possibilité de sélectionner, en se basant sur les variances, celles de ces formes qui paraissent le plus typiques. On peut pourtant objecter que cette sélection et la classification qui en résulte reposent essentiellement sur un seul caractère, celui du nombre des branchiospines. Il y a en effet corrélation entre le nombre des branchiospines et celui des écarts, puisque celui-ci est d'autant plus grand que les branchiospines sont plus serrées. Cette corrélation est pourtant en partie masquée par la tendance, observée subjectivement, qu'ont les branchiospines, au sein d'une population, à être d'autant plus longues qu'elles sont moins nombreuses.

J'ai vérifié cette impression pour la Grande Marène du Selentersee, par exemple. Le coefficient de corrélation entre le nombre de branchiospines et les écarts s'est trouvé égal à $+0,38$ seulement (pour 40 individus). J'ai alors exprimé la longueur relative des branchiospines en calculant le rapport de la longueur de la plus longue d'entre elles (normalement, celle qui occupe l'angle du premier arc) à la longueur de la partie inférieure de cet arc. En abrégé, rapport branchiospine sur arc. Le coefficient de corrélation entre le nombre de branchiospines et les valeurs de ce rapport est: $r = -0,28$. Il me semble indiquer une nette corrélation inverse. JÄRVI, qui avec THIENEMANN tient aussi compte de la longueur relative des branchiospines, mais la calcule différemment, signale qu'elle est indépendante de l'âge. J'ai en effet vérifié l'absence totale de corrélation avec la taille des individus dans une population pure. Ces constatations me paraissent donner au caractère de la longueur des branchiospines une valeur systématique intéressante. Il est seulement fâcheux que lesdites branchiospines soient parfois,

surtout dans certains contingents, déformées, tordues, réduites ou rabougries, de sorte que la plus grande, celle de l'angle, ne peut souvent pas être utilisée pour le calcul du rapport. Je soupçonne ces lésions d'avoir une origine parasitaire, mais l'hôte probable m'est inconnu.

Lorsque ces lésions abondent dans une population comme chez le Gwyniad du lac Bala, la moyenne du rapport en est abaissée d'une quantité difficile à apprécier. Pour le Gwyniad, il semble qu'elle est égale, à peu près, à la différence normale entre le type Blaufelchen et le type Gangfisch.

Si, à l'intérieur d'une population, on peut constater une corrélation inverse entre le nombre des branchiospines et leur longueur, il en va tout autrement quand on compare les diverses populations où la corrélation directe est évidente. Pour le prouver, j'ai calculé la corrélation de rang pour ces deux valeurs sur les populations relativement pures du tableau n° 6. Le coefficient obtenu est $r = + 0,945$.

Faute de mieux, le rapport branchiospine sur arc m'a donc paru constituer un caractère supplémentaire utile pour distinguer statistiquement les diverses formes. Il présente un inconvénient: la dispersion des valeurs est si élevée, dans chaque population, qu'il en résulte des chevauchements considérables des courbes de variations. Ce caractère à lui seul permet bien de sérier les populations, mais ne suffit pas à les distinguer.

Etant obligé d'établir les valeurs du rapport branchiospine sur arc dans une soixantaine de populations différentes, j'ai limité à 50 (parfois 51) au maximum le nombre des individus entrant en ligne de compte pour chaque population. J'ai naturellement choisi alors autant que possible, lorsque je disposais de plusieurs pêches et de contingents importants, les séries obtenues sur les frayères. Les contingents capturés en périodes de fraie offrent certainement moins de risque de mélanges fortuits d'espèces différentes. Dans les tableaux qui suivent, j'ai repris la plupart des populations des tableaux nos 6 à 8. J'ai pourtant éliminé le Gangfisch de l'Obersee, manifestement moins pur que celui de l'Untersee (les contingents n'ont pas été pris sur les frayères et comprennent sûrement de jeunes Blaufelchen). J'ai de même laissé de côté quelques populations dont la nature composite et artificielle ne faisait aucun doute.

TABLEAU 9

Branchiospines et rapports br. sur arc

1^{er} groupe: Populations pures ou relativement pures
(Variance du nombre de Branchiospines jusqu'à 4.)

N ^o d'ordre	Population	Lac	Branchio- spines	Va- riance	Rapport br./arc	Va- riance
<i>Type Kilch</i>						
26	Storsik	Näckten	20,94 ± 0,21	2,22	23,92 ± 0,46	10,83
61	Kropfer	Thoune	21,00 ± 0,50	2,22	28,78 ± 0,94	7,95
1	Kilch	Constance	21,04 ± 0,20	1,95	24,70 ± 0,44	9,85
2	Storsik	Storsjön	22,20 ± 0,22	2,40	26,24 ± 0,40	8,06
47	Storsik	Ismundsjön	22,20 ± 0,50	3,71	24,15 ± 0,62	5,05
<i>Type Sandfelchen</i>						
20 p	Sandfelchen (part.)	Constance	24,29 ± 0,31	3,05	—	—
20	»	»	24,33 ± 0,28	3,51	28,71 ± 0,51	8,01
56	Grosse Maräne	Selentersee	24,46 ± 0,24	2,89	28,00 ± 0,39	7,48
48	Renke	Chiemsee	25,60 ± 0,25	3,16	31,20 ± 0,49	11,9
<i>Type Balchen</i>						
18	Palée	Léman	26,82 ± 0,28	3,79	32,60 ± 0,46	10,64
49	»	Neuchâtel	26,94 ± 0,27	3,54	32,00 ± 0,45	9,92
15	Storsik	Landösjön	28,80 ± 0,31	2,40	29,52 ± 0,76	14,40
9	Schnaepel	Ringköbbing	28,88 ± 0,23	2,71	31,28 ± 0,43	9,20
31	Balchen	Thoune	29,54 ± 0,27	3,69	30,76 ± 0,47	10,82
<i>Type Blaufelchen</i>						
50	Bondelle	Neuchâtel	34,2 ± 0,26	3,48	36,60 ± 0,38	7,20
3	Powan	Lomond	34,22 ± 0,21	2,29	31,66 ± 0,41	8,38
25	Storsik	Fullsjön	35,95 ± 0,37	2,81	34,62 ± 0,56	6,52
33	Blaufelchen	Constance (Obersee)	36,58 ± 0,25	3,05	34,96 ± 0,44	9,43
36	Gråsik	Revsundsjön	36,80 ± 0,29	3,75	36,24 ± 0,38	10,89
14	Småsik	Sundsjön	37,30 ± 0,28	3,81	33,60 ± 0,37	6,92
B B	Skelly	Ullswater	37,41 ± 0,24	2,95	33,76 ± 0,45	10,06
6 A	»	Haweswater	37,97 ± 0,33	3,59	38,37 ± 0,57	10,46
<i>Type Gangfisch</i>						
5	Pollan	Lough Neagh	38,24 ± 0,18	1,66	37,12 ± 0,40	7,87
39	Småsik	Näcken	39,51 ± 0,28	3,32	40,23 ± 0,51	11,2
40	Gwyniad	Bala	39,71 ± 0,23	2,54	34,69 ± 0,53	13,30
23	Gangfisch	Untersee	41,02 ± 0,27	3,78	39,22 ± 0,37	6,81
21	Brienzzlig	Brienzz	41,78 ± 0,24	2,85	41,88 ± 0,51	13,05
<i>Type Albula</i>						
4	Pollan	Lough Erne	42,56 ± 0,24	2,85	46,06 ± 0,4	8,06
58	Kleme Maräne	Dieksee	43,02 ± 0,25	3,14	48,26 ± 0,42	8,99
83	»	Schalsee	43,48 ± 0,38	3,01	49,57 ± 0,92	17,61
59	»	Pönitzersee	43,48 ± 0,26	3,45	48,92 ± 0,51	12,87
55	Corég. importé	Lac Chauvet	46,18 ± 0,41	3,67	47,45 ± 0,72	11,43

TABLEAU 10

Branchiospines et rapports br. sur arc

2^e groupe: Populations relativement peu modifiées
(Variance du nombre de Branchiospines entre 4 et 6.)

N ^o d'ordre	Population	Lac	Branchio- spines	Va- riance	Rapport br./arc	Va- riance
<i>Type Kilch. — Aucune</i>						
<i>Type Sandfelchen</i>						
19	Weissfelchen	Constance (Untersee)	25,18 ± 0,32	5,27	29,58 ± 0,53	13,37
<i>Type Balchen</i>						
29	Palée	Bienne	26,75 ± 0,32	4,08	32,55 ± 0,45	8,20
10	Reinanke	Attersee	29,22 ± 0,34	5,77	35,34 ± 0,45	10,20
<i>Type Blaufelchen</i>						
32	Bondelle	Bienne	33,80 ± 0,32	5,20	33,16 ± 0,52	13,33
12	Renke	Ammersee	35,65 ± 0,33	4,38	37,08 ± 0,41	6,82
8	Kröpfling	Attersee	35,88 ± 0,30	4,55	37,47 ± 0,40	7,98
34	Storsik	Skällbrägen	36,14 ± 0,31	4,96	28,50 ± 0,62	19,17
51	Bläsik	Bolesjön	36,50 ± 0,46	4,15	36,60 ± 0,72	10,39
16	Blaufelchen	Constance (Untersee)	36,71 ± 0,31	4,94	36,74 ± 0,57	12,46
52	Älvsik	Hällstgruppen	36,78 ± 0,39	5,95	34,48 ± 0,42	6,95
35	»	Gröttingen	36,89 ± 0,30	4,72	38,63 ± 0,46	10,20
37	Renke	Tegernsee (Grund.)	37,67 ± 0,35	5,34	36,42 ± 0,46	9,22
<i>Type Gangfisch</i>						
22	Albock	Thoune	38,73 ± 0,37	4,20	41,00 ± 0,39	7,44
38	Lavaret	Aiguebelette	39,62 ± 0,30	4,48	39,64 ± 0,45	10,08
41	Älvsik	Bodsjön	40,13 ± 0,44	5,92	35,97 ± 0,54	8,90
57	Renke	Riegsee	42,00 ± 0,29	4,39	37,82 ± 0,50	12,69
43	Smärling	Locknesjön	42,10 ± 0,30	4,30	39,84 ± 0,42	9,01
<i>Type Albula</i>						
53	Kleine Maräne	Plönersee	43,55 ± 0,30	4,72	48,41 ± 0,49	12,01

TABLEAU 11

Branchiospines et rapports br. sur arc

3^e groupe: Populations altérées.
(Variance du nombre de Branchiospines supérieure à 6.)

N ^o d'ordre	Population	Lac	Branchio- spines	Va- riance	Rapport br./arc	Va- riance
<i>Type Kilch.</i> — Aucune						
<i>Type Sandfelchen.</i> — Aucune						
Formes intermédiaires à moyennes voisines du <i>type Balchen</i>						
27	Älvsik	Storsjön (Ytterån)	26,44 ± 0,36	6,45	28,14 ± 0,49	11,81
45	Coregono	Vivarone	27,01 ± 0,40	8,04	30,66 ± 0,45	10,00
30	Balchen	Zoug	27,40 ± 0,40	7,80	28,76 ± 0,46	10,70
13	Älvsik	Alsensjön	29,20 ± 0,38	7,20	29,02 ± 0,48	11,54
46	Bläsik	Storsjön (Änge)	29,62 ± 0,60	17,68	30,14 ± 0,71	25,36
<i>Type Blaufelchen.</i> — Aucune						
<i>Type Gangfisch</i>						
17	Lavaret	Bourget	38,29 ± 0,44	10,17	38,19 ± 0,42	9,4
11	Renke	Würmsee	38,44 ± 0,40	7,54	37,30 ± 0,41	8,1
<i>Type albula.</i> — Aucune						

On constatera que les données numériques pour le nombre des branchiospines ne sont pas identiques à celles des tableaux précédents. Les différences s'expliquent surtout par le fait que le nombre des individus est parfois fort différent dans ces nouveaux tableaux, dans quelques cas aussi, de petites erreurs de dénombrements ont été soigneusement corrigées.

On notera, en comparant deux à deux les tableaux nos 6 à 8 et nos 9 à 11, le déclassement de quelques populations. Par exemple, le Sandfelchen du lac de Constance, n^o 20, les Palées du lac de

Neuchâtel et du Léman, la Bondelle de Neuchâtel passent du deuxième groupe, populations modifiées, au premier groupe, populations relativement pures. La Palée du lac de Bienne passe du troisième au deuxième groupe, comme aussi le Lavaret du Bourget. Dans la plupart des cas, cela signifie simplement, du fait que pour les calculs de rapports j'ai retenu de préférence les individus capturés sur leurs frayères, que les contingents sont plus homogènes en périodes de reproduction, tandis qu'ils comprennent, en périodes d'alimentation, des « intrus », « captés » par les bancs en déplacement.

En revanche, quelques populations passent du premier au second groupe, elles ne sont évidemment pas vraiment pures et leur classement dans l'un ou l'autre groupe peut dépendre du hasard, surtout dans les séries restreintes.

On remarquera également que la distinction des différents types n'est pas tout à fait aussi satisfaisante, quand on considère les rapports, que lorsqu'on prend en considération les écarts.

Le rapport branchiospines sur arc, s'il a l'avantage d'être indépendant du nombre des branchiospines, a le grave inconvénient d'être fluctuant à l'excès. J'ai donc tenté encore un autre moyen de sélection, la combinaison de caractères par l'emploi d'une fonction discriminante.

RECHERCHE D'UNE FONCTION DISCRIMINANTE

La recherche d'une fonction discriminante (FISHER 1946), qui fasse intervenir deux ou plusieurs caractères, a été faite avec l'indispensable collaboration du laboratoire de statistique mathématique de l'Université de Genève. Je tiens à remercier bien vivement son directeur, le professeur Linder, de sa précieuse assistance. Les données fournies aux statisticiens étaient les suivantes: quand on considère les populations chez lesquelles la répartition du nombre des branchiospines est normale, c'est-à-dire gaussienne, on constate que chez certaines, la dispersion des fréquences est nettement plus faible que chez d'autres. J'ai choisi, parmi ces populations que je considère comme plus pures, les deux plus caractéristiques de chaque type, ou, plus exactement, celles qui subjectivement me paraissaient les plus sûres. Pour ces calculs,

j'ai préféré retenir les formes ou espèces classiques de l'Europe centrale, issues de lacs où elles cohabitent avec d'autres formes plutôt que choisir systématiquement les populations à plus faibles variances, sans doute plus pures, mais dont l'autonomie pourrait être mise en doute. J'ai fait une exception pour le Gangfisch dont on obtient, vu le mode de pêche, difficilement des contingents purs, même sur ses frayères.

Une première tentative de calculer une fonction discriminante a été faite en 1955, en se basant sur l'hypothèse que les populations de Corégones, non compris *Coregonus albula*, appartenaient aux quatre espèces reconnues par WAGLER. Elle était destinée à éprouver, justement, le système de cet auteur. Le Dr GEIER, qui entreprit pour moi cet essai, et que je remercie bien cordialement, prit en considération quatre caractères: nombre de branchiospines, écarts, nombre d'écaillés de la ligne latérale et longueur du corps. Il est inutile d'entrer dans les détails des résultats obtenus, l'analyse prouva qu'une telle constellation de caractères était inutilisable. Le Dr GEIER refit les calculs en ne prenant plus en considération que le nombre de branchiospines et les écarts. Ces calculs aboutirent à la conclusion que l'analyse basée sur les huit populations retenues ne fournissait pas une définition suffisante des quatre types hypothétiques. Le premier groupe, formé du Kileh et du Storsik du Storsjön était seul bien défini; le deuxième groupe, Sandfelchen de Constance et Reinanke de l'Attersee était particulièrement mauvais, inconsistant, ce qui s'est expliqué ultérieurement puisque ce groupe était composite; le troisième groupe, formé des Skellies et du Kröpfling de l'Attersee, ni le quatrième, Pollan Erne et Brienzlig, n'étaient satisfaisants; le quatrième groupe en tout cas s'est aussi révélé arbitraire par la suite.

Ces échecs constatés, étant obligé de reprendre le problème à la base, j'ai renoncé aux écarts pour la raison donnée plus haut et calculé les rapports branchiospines sur arc. J'ai déjà dit que, pour économiser du temps et de la peine, les calculs pour soixante populations n'étant pas une petite affaire, j'ai limité à 50 le nombre des individus entrant en ligne de compte pour chaque population.

Pour sélectionner les populations de base, je me suis servi des données des tableaux précédents et des graphiques correspondants. Les populations retenues pour le calcul de la fonction discriminante sont:

TABLEAU 13

Fonction discriminante X_p

Populations pures ou relativement pures (variance jusqu'à 50).

N ^o d'ordre	Population	Lac	X _p	Variance	X _p du type
<i>Type Kilch</i>					
26	Storsik	Näckten	97,64 ± 0,85	35,79	97,86 (Storsik Näckten) et Kilch. Constance)
1	Kilch	Constance	98,24 ± 0,76	29,06	
47	Storsik	Ismundsjön	101,08 ± 1,42	26,25	
61	Kropfer	Thoune	102,00 ± 1,11	11,56	
2	Storsik	Storsjön	103,96 ± 0,79	31,28	
<i>Type Sandfelchen</i>					
56	Maräne	Selentersee	113,68 ± 0,84	34,93	113,80 (Sandfelchen et Maräne, Selentersee)
20 p	Sandfelchen	Constance (Obersee)	113,74 ± 1,13	39,93	
48	Renke	Chiemsee	120,64 ± 0,88	33,80	
<i>Type Balchen</i>					
18	Palée	Léman	126,32 ± 0,95	45,27	133,25 (Balchen Thoune et Schnäpel)
15	Storsik	Landösjön	130,32 ± 1,29	41,50	
9	Schnäpel	Ringköbbing	132,96 ± 0,85	36,52	
<i>Type Blaufelchen</i>					
3	Powan	Loch Lomond	151,28 ± 0,80	32,12	164,84 (Blaufelchen Obersee, Grötlingen, Ullswater)
50	Bondelle	Neuchâtel	156,24 ± 0,92	42,34	
25	Storsik	Fullsjön	161,14 ± 1,38	39,84	
14	Smäsik	Sundsjön	164,04 ± 0,93	42,96	
B B	Skelly	Ullswater	164,84 ± 0,85	36,33	
36	Gräsik	Revsundsjön	165,14 ± 0,97	41,35	
<i>Type Gangfisch</i>					
5	Pollan	Lough Neagh	170,73 ± 0,71	24,93	186,45 (Brienztig et Renke, Riegsee)
40	Gwygniad	Bala	173,92 ± 1,02	49,49	
22	Albock	Thoune	176,40 ± 1,25	46,77	
21	Brienztig	Brienztig	188,12 ± 0,91	41,38	
<i>Type Albula</i>					
4	Pollan	Lough Erne	194,96 ± 0,87	38,28	199,97 (Pollan Erne, Dieksee et Pönitzersee)
58	Kl. Maräne	Dieksee	198,64 ± 0,90	40,31	
53	»	Schalsee	201,62 ± 1,52	48,34	

TABLEAU 14

Fonction discriminante Xp

Populations relativement peu modifiées (variances entre 50 et 80).

N° d'ordre	Population	Lac	Xp	Variance
<i>Type Kilch. — Aucune</i>				
<i>Type Sandfelchen</i>				
20	Sandfelchen	Constance Obersee	114,48 ± 1,23	63,49
19	Weissfelchen	» Untersee	120,92 ± 1,66	71,38
<i>Type Balchen</i>				
29	Palée	Bienne	126,10 ± 1,26	63,99
49	Palée	Neuchâtel	126,28 ± 1,02	51,68
31	Balchen	Thoune	136,16 ± 1,06	56,45
<i>Type Blaufelchen</i>				
32	Bondelle	Bienne	151,40 ± 1,24	76,68
12	Renke	Ammersee	161,85 ± 1,21	58,48
8	Kröpfling	Attersee	162,84 ± 1,04	53,61
51	Älvsik	Bolesjön	164,40 ± 1,75	61,04
35	Älvsik	Grötingen	167,18 ± 1,18	68,07
37	Renke	Tegernsee	168,88 ± 1,29	71,69
<i>Type Gangfisch</i>				
6 A	Skelly	Haweswater	171,44 ± 1,27	51,81
41	Älvsik	Bodsjön	176,47 ± 1,62	79,12
38	Lavaret	Aiguebelette	178,04 ± 1,22	71,75
39	Småsik	Näckten	178,51 ± 1,17	58,81
23	Gangfisch	Untersee	182,49 ± 1,10	59,35
57	Renke	Riegsee	184,64 ± 1,04	53,67
43	Smärling	Locknesjön	186,12 ± 1,12	62,87
<i>Type Albula</i>				
54	Kleine Maräne	Plönersee	200,80 ± 1,05	55,20
59	Kleine Maräne	Pönitzersee	201,80 ± 1,02	52,30
55	Corégone importé	Chauvet	209,00 ± 1,66	61,00

TABLEAU 15

Fonction discriminante X_p

Populations altérées par mélanges ou hybridations
(variances supérieures à 80).

N ^o d'ordre	Population	Lac	X _p	Variance
<i>Type Kilch. — Aucune</i>				
<i>Type Sandfelchen. — Aucune</i>				
<i>Type Balchen</i>				
27	Älvsik	Storsjön (Ytterån)	121,68 ± 1,38	94,62
30	Balchen	Zoug	124,80 ± 1,51	114,56
13	Älvisk	Alsensjön	131,20 ± 1,57	122,72
10	Reinanke	Attersee	137,64 ± 1,35	90,67
<i>Type Blaufelchen</i>				
34	Storsik	Skällbrägdén	155,56 ± 1,35	89,65
16	Blaufelchen	Constance(Untersee)	163,16 ± 1,50	84,98
<i>Type Gangfisch</i>				
17	Lavaret	Bourget	172,19 ± 1,55	128,04
11	Renke	Wülmsee	172,98 ± 1,45	103,53

1^{er} type: n^o 26, Storsik, Näckten (Suède) et n^o 1, Kilch (Constance);

2^e type: n^o 20, Sandfelchen, Constance et n^o 56, Maräne, Selentersee;

3^e type: n^o 31, Balchen, Thoune et n^o 9, Schnäpel, Ringköbbing;

4^e type: n^o 33, Blaufelchen, Constance, n^o 35, Älvsik, Grötingen (S) et n^o 6 B, Skelly, Ullswater.

5^e type: n^o 21, Brienzlig, Thoune et n^o 57, Renke, Riegsee (Bavière);

6^e type: n^o 4, Pollan Lough Erne, n^{os} 58 et 59, Kleine Maräne, Dieksee et Pönitzersee (Holstein).

La fonction obtenue a été:
 $Xp = 3,5x + y$, dans laquelle
 $x =$ le nombre des branchiospines
et y les valeurs en % du rapport
branchiospines sur arc inférieur.
Je tiens à remercier encore
M. LANG, assistant, de son aimable
collaboration.

Dans les tableaux 13 à 15,
les populations sont classées dans
l'ordre des valeurs croissantes de
la fonction discriminante. J'ai
limité arbitrairement à 50 la va-
riance des populations considérées
comme pures ou pratiquement
pures (tableau 13). Le tableau 14
comprend les variances de 50 à 80,
j'admets qu'elles correspondent
aux populations encore reconnais-
sables mais nettement modifiées.
Au-delà de 80, on peut considérer
que les populations sont nette-
ment altérées (tableau 15).

La combinaison de deux carac-
tères bien différents, quoique se
rapportant tous deux aux bran-
chiospines, permet une sélection
satisfaisante des populations,
sélection qui s'accorde assez bien
avec les précédentes, celles des
tableaux nos 6 à 8 et nos 9 à 11.

Je pense qu'on doit donner
plus de poids à la fonction discri-
minante et considérer comme le
meilleur le triage auquel on aboutit
par ce moyen, malgré que le choix
des populations de base n'ait pas
été toujours heureux. Un choix
plus rigoureux des populations

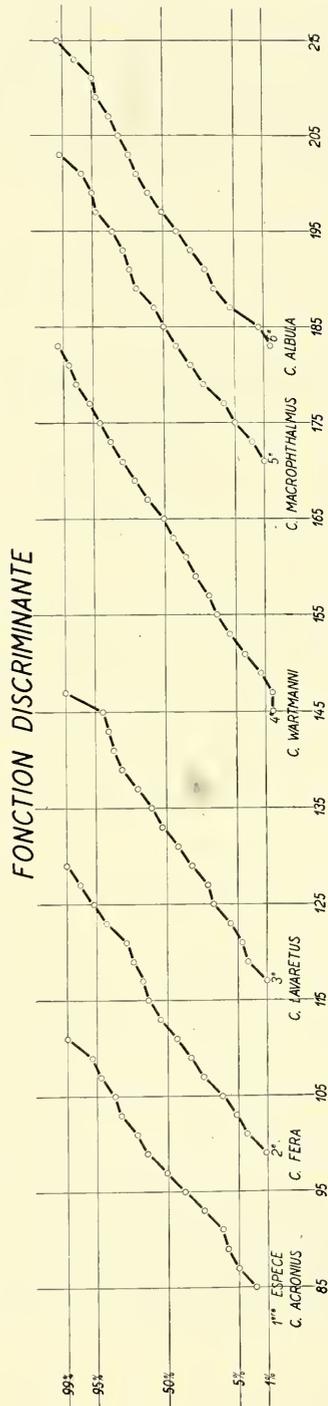


Fig. 6.

qui ont servi de base aux calculs n'aurait sans doute pas modifié sensiblement la formule obtenue. D'ailleurs, dans la pratique, on ne se donnera pas la peine d'exécuter tous ces calculs, il suffira pour déterminer une espèce de Corégone de prendre en considération le nombre des branchiospines, et leur longueur exprimée par le rapport branchiospines/arc ou plus simplement par le nombre d'écart interspinaux.

Dans le graphique (fig. 6), on peut apprécier l'allure de la dispersion des valeurs obtenues pour la fonction discriminante dans les six séries que je rapporte à autant d'espèces distinctes. On constatera de nouveau que *Coregonus albula* se présente comme un extrême d'une série parfaitement cohérente.

Il est donc possible d'examiner et de caractériser chacune de ces six espèces. J'ai déjà donné, lors de ma communication au Congrès de Londres, 1958, le système auquel m'ont amené ces recherches biométriques et la correspondance avec le système de SVÄRDSON.

Je maintiens les noms actuellement usités pour les Corégones d'Europe centrale, parce qu'à mon sens la priorité doit être accordée aux premières descriptions basées sur le nombre des branchiospines, tous les autres caractères utilisés précédemment n'ayant pratiquement pas de valeur systématique, les formes décrites étant d'ailleurs des *nomina nuda*.

Ces six espèces, imparfaites, sont donc :

- Type Kilch: *Coregonus acronius* Smitt;
- Type Sandfelchen: *Coregonus fera* Jurine;
- Type Balchen: *Coregonus lavaretus* (L.);
- Type Blaufelchen: *Coregonus wartmanni* (Bloch);
- Type Gangfisch: *Coregonus macrophthalmus* Nüsslin;
- Type *albula*: *Coregonus albula* (L.).

1^{re} espèce: *Coregonus acronius* Smitt.

Caractérisée par des branchiospines très courtes et très lâches, 21 à 22 en moyenne, la plus grande correspondant en moyenne à 3,5 écarts interspinaux. Valeur de la fonction discriminante voisine de 100; il semble que des valeurs supérieures doivent être attribuées à des introgressions ou à la présence fortuite dans la série examinée d'individus de la deuxième espèce. Cinq populations pures

ou relativement pures appartiennent à cette espèce, voir les tableaux 6, 9 et 13.

Le graphique (fig. 7) montre la dispersion de la fonction discriminante pour 4 de ces 5 populations. La cinquième, Kropfer du lac de Thoune en fait aussi partie, mais je n'ai disposé que d'un contingent trop restreint.

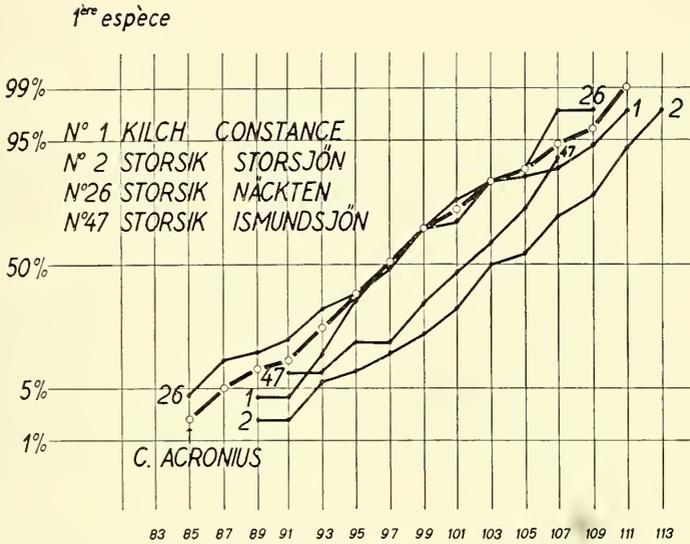


FIG. 7.

2^e espèce: *Coregonus fera* Jurine.

La véritable Féra du Léman correspondait manifestement à ce type, comme il est facile de s'en convaincre en mesurant et examinant les exemplaires du muséum de Genève: 24 à 25 branchiospines en moyenne, la plus grande correspondant à 4,5 ou 5 écarts interspinaux. La fonction discriminante est voisine de 115. Cette espèce partage avec la précédente le caractère de la bouche nettement inférieure et une tendance évidente à se nourrir de la faune de fond. Le type Sandfelchen, tel qu'il est pêché au lac de Constance, est souvent mélangé d'individus d'une autre forme et très probablement d'hybrides produits par les piscicultures. Le Weissfelchen de

l'Untersee ne diffère du Sandfelchen que par un mélange constant, surtout avec des individus de la quatrième espèce et la production probable d'une certaine proportion d'hybrides artificiels. Le mode de pêche à la seine et le brassage qui en résulte sont sans aucun doute responsables de ces mélanges.

L'espèce est représentée, apparemment à l'état pur, au Selen-tersee, c'est la forme décrite par THIENEMANN sous le nom de *C. holsatus*.

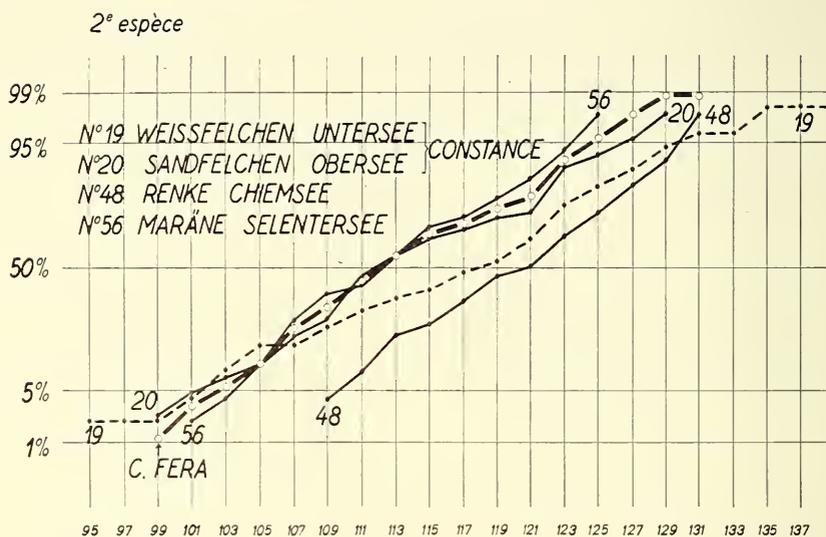


FIG. 8.

Le graphique (fig. 8) représente la dispersion des populations appartenant à cette espèce. En pointillé, le Weissfelchen, manifestement impur. Je n'ai pas assez d'individus de l'authentique Féra du Léman pour que cette forme puisse figurer sur le graphique. La Renke du Chiemsee s'écarte notablement, comme on peut le voir, du type de l'espèce et se rapproche du type suivant.

Ces deux premières espèces, qui sont peut-être en voie de disparition, semblent absentes des eaux intérieures de Grande-Bretagne et d'Irlande.

3^e espèce: *Coregonus lavaretus* (L.).

S'il n'existait pas de populations relativement pures et à faible dispersion pour les caractères considérés, j'aurais considéré le type Balchen comme un produit d'hybridation (voir p. 36). Le Schnäpel du Ringkøbbing est en fait la population la plus typique. Nombre de branchiospines 28-29 en moyenne, écarts entre 5 et 6, fonction discriminante voisine de 130. Le Balchen de Thoune en serait la réplique exacte dans les Alpes si on n'avait pas introduit dans ce lac des Palées du lac de Neuchâtel qui occupent les mêmes biotopes et de ce fait se mélangent avec lui. Le Storsik du Landösjön appartient certainement à cette espèce. Les Palées de Suisse romande également, bien qu'elles aient apparemment subi une introgression avec l'espèce précédente, qui a maintenant disparu de ces lacs.

3^e espèce

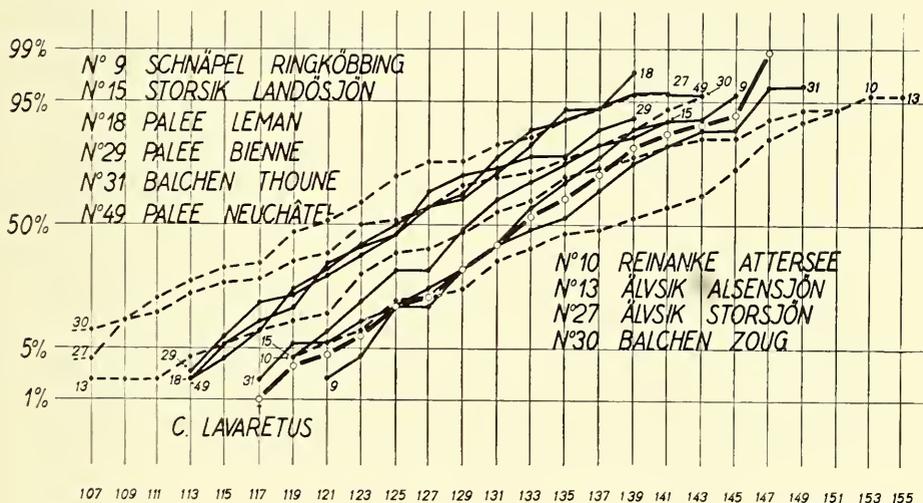


FIG. 9.

Cette espèce présente beaucoup moins que les précédentes le caractère de la bouche inférieure et son alimentation est, en Suisse en tout cas, presque exclusivement planctonique.

A côté des populations appartenant à coup sûr à ce type, on rencontre dans divers lacs des populations accusant le même nombre moyen de branchiospines, voisin de 30, mais qui sont des

hybrides certains ou des produits de brassages inextricables dues à la pisciculture. Les populations altérées ou composites se reconnaissent à la variance considérable de la fonction discriminante, en particulier. Les Corégones des lacs italiens, le Corégone du lac d'Annecy, le Balchen du lac de Zoug sont des exemples de populations dont la nature complexe ou hybride peut être démontrée. Ce dernier seul, le Balchen de Zoug, est porté sur le graphique (fig. 9). D'autres populations ne sont peut-être qu'en apparence apparentés au type Balchen; ce sont en particulier, l'Älvsik pêché à Ytterån et celui de l'Alsensjön. Ce dernier, avec une variance de la fonction discriminante atteignant la valeur considérable de 122, semble bien une forme artificielle, comme SWÄRDSON me l'avait en effet signalé (voir p. 27).

Le graphique (fig. 9) comprend à la fois des populations appartenant à l'espèce (en traits pleins) et d'autres qui ne sont vraisemblablement que des hybrides ou des produits de pisciculture (en traits pointillés).

4^e espèce: *Coregonus wartmanni* (Bloch).

Typiquement, le Blaufelchen à l'état frais se reconnaît aisément à sa bouche d'ordinaire terminale, à la pigmentation de ses nageoires très enfumées et souvent à sa couleur bleutée surtout en période de fraie. Mais ces caractères sont trompeurs et souvent fugaces. Biométriquement, il accuse en moyenne 36 branchiospines, dont la plus grande couvre 7 à 8 écarts interspinaux. La fonction discriminante s'écarte nettement de celle de l'espèce précédente, avec une moyenne voisine de 160. Mais l'espèce paraît souvent avoir subi l'introgression de la forme Gangfisch, réputée à tort ou à raison pour ses goûts itinérants. Les tableaux 6, 9 et surtout 13 indiquent les populations les plus pures. Les tableaux 7, 10 et surtout 14 comprennent celles qui doivent être regardées comme impures quoique encore reconnaissables.

Le graphique (fig. 10) ne laisse pas d'être troublant par le fait de l'existence, à côté des populations typiques groupées de part et d'autre de la ligne spécifique, d'autres populations dont la valeur pour la fonction discriminante est nettement plus faible. S'agit-il d'une différence entre les *C. wartmanni* dans le nord et dans les Alpes correspondant à l'écart de 2 ou 3 branchiospines entre l'interprétation de SWÄRDSON et la mienne? Ou bien s'agit-il d'intro-

gression de l'espèce précédente comme cela paraît très probable pour la Bondelle ? Ou encore, cette dispersion est-elle parfois l'expression d'un phénomène biologique: les malformations fréquentes des branchiospines par lésions parasitaires ?

4^e espèce

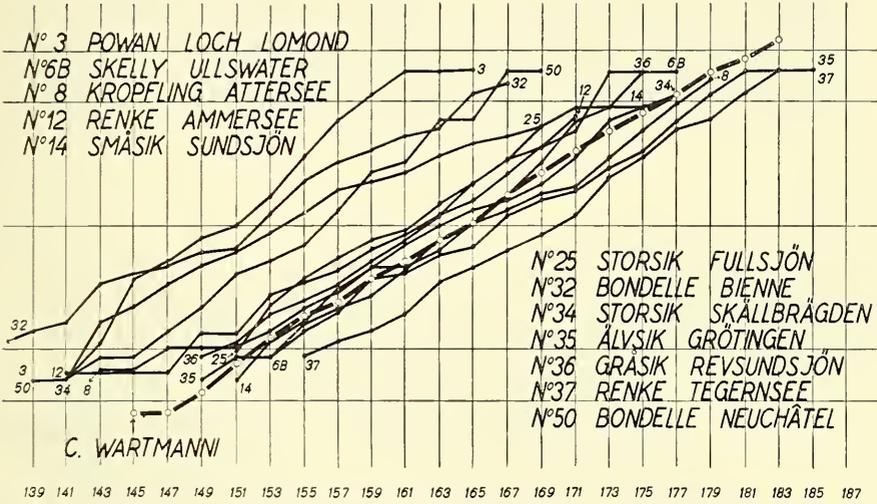


FIG. 10.

5^e espèce: *Coregonus macrophthalmus* Nüsslin.

Cette espèce est, avec la troisième, celle qui témoigne de la plus grande fréquence de mélanges. Il semble bien que typiquement elle ait environ 40 branchiospines en moyenne, la plus grande correspondant à 9 ou 10 écarts. La fonction discriminante accuse des valeurs variables, en moyenne 180. A côté de populations pures, on rencontre une forte proportion de populations nettement modifiées ou profondément altérées. Il me paraît évident qu'on doit à la pisciculture les populations hybrides incontestables comme celle du Würmsee ou le Lavaret du Bourget. On remarquera dans le tableau 14 que le Skelly de Haweswater figure parmi les populations (peu) modifiées de cette espèce tandis qu'il figurait, non sans réticences de ma part, parmi les populations (relativement) pures du tableau 6.

Je suis convaincu qu'une étude plus poussée fixera la nature composite de cette forme.

Le graphique (fig. 11) semble confirmer que *C. macrophthalmus* est l'espèce la moins stable; elle me paraît subir, naturellement ou par intervention humaine, de fréquents mélanges, surtout avec les espèces précédentes.

Peut-être la position des Corégones de Grande-Bretagne s'explique-t-elle de cette façon. L'exemple du Skelly de Haweswater, qui, sur ce graphique, paraît se rapprocher décidément plus du type Gangfisch que son homonyme de Ullswater, la position analogue du Gwyniad qui présente lui aussi des indices de mélanges,

5^e espèce

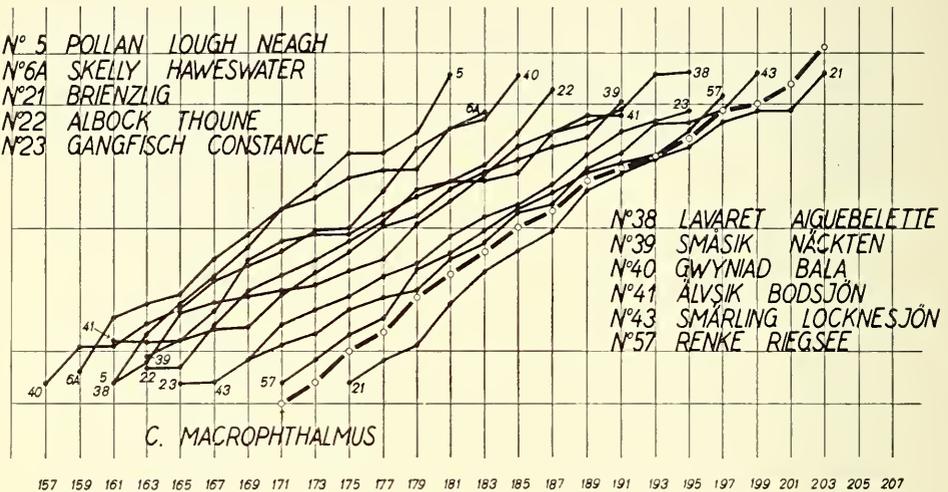


FIG. 11.

parleraient en faveur d'une tendance de cette espèce à absorber plus facilement que les autres des individus étrangers et par conséquent à se modifier plus fréquemment par introgression. Cette espèce est encore celle qui présente le plus souvent des malformations des branchiospines. Mais il se pourrait encore qu'il s'agisse, en Grande-Bretagne, d'un certain endémisme insulaire. Avant d'envisager l'éventualité que ces populations britanniques constituent des sous-espèces particulières, il importe de pousser plus loin et plus à fond l'analyse statistique et biologique de ces formes.

6^e espèce: *Coregonus albula* (L.).

Reconnue de tout temps, elle ne se distingue vraiment que par sa bouche, d'habitude supérieure. Branchiospines en moyenne 43, mais la forme importée au lac Chauvet accuse 46, écarts en moyenne 13, fonction discriminante voisine de 200. Le fait qu'une partie des populations figure dans les tableaux des populations modifiées semble bien confirmer la possibilité d'introgression par une autre espèce qui ne peut être qu'une des précédentes, vraisemblablement

6^e espèce

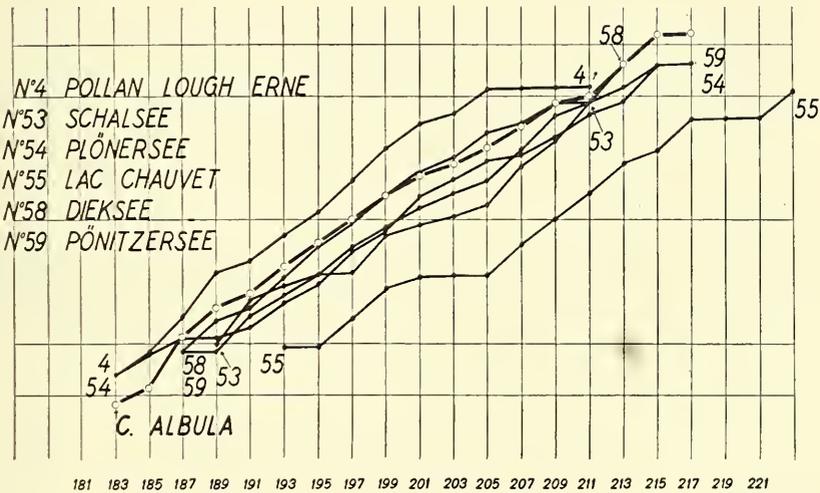


FIG. 12.

la 4^e ou la 5^e, selon les cas. Dans le graphique (fig. 12), la variabilité de cette espèce apparaît analogue à celle de *C. acronius*. Le Pollan du Lough Erne n'est-il qu'un extrême d'une variabilité normale ou une population quelque peu modifiée par mélange avec l'espèce précédente? On remarquera à l'opposé la position insolite du Corégone importé dans le lac Chauvet et dont l'origine est énigmatique (voir à ce sujet l'enquête de VIVIER 1958).

UN NOUVEL ESSAI DE MORPHOLOGIE EXTERNE COMPARATIVE

J'ai laissé de côté jusqu'ici la morphologie externe dont il me paraît amplement démontré qu'elle dépend essentiellement des conditions de milieu. Pourtant, les caractères morphologiques sont nécessairement l'expression des possibilités latentes héréditaires de chaque individu. Il était par conséquent indiqué, ayant établi l'existence probable d'au moins six espèces européennes, de vérifier si malgré la difficulté il était possible de distinguer des différences morphologiques ou du moins des tendances particulières à chaque type.

L'ensemble des mensurations que j'ai prises sur des milliers d'individus constitue une énorme documentation dont la publication serait vaine car elle ne mène à rien. Du moins, me semblerait-il futile de baser sur ces documents une pseudosystématique qui aboutirait à une pulvérisation des formes types en sous-espèces et en écotypes, qu'on pourrait multiplier et désigner nommément presque à l'infini.

Dans le tableau 16 je n'ai retenu que quelques mensurations et quelques rapports correspondant à des caractères qui ont été employés pour la systématique du genre. Pour plus de clarté, j'ai arrondi les nombres à l'unité, à 0,5 près ou à 0,1 près, selon les cas. Je rappelle le sens de mes abréviations:

Long.	= longueur du corps, de la pointe du museau à l'extrémité du lobe inférieur de la nageoire caudale.
Branch.	= nombre de branchiospines sur le premier arc branchial gauche.
Ecailles	= nombre d'écailles de la ligne latérale.
écarts	= nombre d'écarts interspinaux correspondant à la longueur de la plus grande branchiospine.
Xp	= fonction discriminante, soit $3,5x + y$ (ou x égale le nombre de branchiospines et y le rapport en ‰ de la plus longue branchiospine à la longueur de la branche inférieure de l'arc branchial).
3/1	= rapport de la longueur de la tête à celle du corps.
M/3	= rapport de la hauteur à la longueur de la tête.
4/3	= rapport du diamètre de l'œil à la longueur de la tête.
6/1	= rapport de la longueur de la pectorale à celle du corps.
C/D	= rapport de la hauteur de la nageoire dorsale à sa base.
max./tête	= rapport de la longueur de la mâchoire inférieure (soit distance entre la pointe du dentaire et l'angle de la mâchoire inférieure formé par l'angulaire) à la longueur de la tête.

TABLEAU 16

Caractères morphologiques
(séries restreintes de 50 individus au maximum)

N ^o d'ordre	Population	Lac	Long.	Branch.	Ecaïlles	Ecartis	Xp	Broc/arc	5/1	M/3	4/3	6/1	C/D	max./tête
<i>1^{re} espèce: C. acronius</i>														
(26)	Storsik	Näckten	(36)	21	91	3,1	98	24	18	69	19,5	15	155	28
(1)	Kilch	Constance	27	21	82	3,2	98	25	18,5	73,5	21,5	15	171	—
47	Storsik	Ismundsjön	(40)	22	88	3,4	101	24	18	71,5	19,5	16	157	28
61	Kropfer	Thoune	27	21	80	3,9	104	29	17,5	74,5	23	16,5	173	—
6	Storsik	Storsjön	44	22	89	3,8		26	18	71,5	18,5	16	153	32
			35	21,5		3,5	101	24,5	18	72	20,5	15,5		29,5
<i>2^e espèce: C. fera</i>														
56	Maräne	Selentersee	42	24	90	4,5	114	28	18	73	18,5	15	176	28,5
20 p	Sandfelchen	Constance	44	25	87	4,5	114	29	16,5	71,5	18,5	14,5	168	—
48	Renke	Riegsee	31	26	82	4,9	121	31	16,5	66,5	20,5	13,5	176	27,5
			39	25		4,6	116	29	17	70	19	14,5		28
<i>3^e espèce: C. lavaretus</i>														
49	Palée	Neuchâtel	41	27	90	5,3	126	32	16	72,5	19	13,5	150	—
15	Storsik	Landösjön	32	29	92	4,9	130	30	17,5	69	20,5	15	159	29
9	Schnäpel	Kingköbbing	34	29	82	5,4	133	31	17,5	70	19,5	13,5	152	32
51	Balchen	Thoune	33	30	86	5	134	31	16,5	72	20,5	14,5	160	—
			35	29		5,2	131	31	17	71	20	14		30,5
<i>4^e espèce: C. wartmanni</i>														
3	Powan	Loch Lomond	28	34	81	6,7	151	32	17	69,5	23	15	167	31
59	Bondelle	Neuchâtel	32	34	81	7,6	156	37	17	69,5	22,5	14	177	28,5
(25)	Storsik	Fullsjön	36	36	90	7,9	161	35	17,5	71,5	19,5	16	171	26
6 B	Skelly	Ullswater	38	37	77	7,8	165	34	17	76,5	20	15,5	175	29
36	Gräsik	Revsundsjön	31	37	96	7,7	165	36	17	67	21,5	14	156	28
			33	35,5		7,5	160	34,5	17	71	21,5	15		28,5
<i>5^e espèce: C. macrophthalmus</i>														
(5)	Pollan	Lough Neagh	26	38	80	8,8	171	37	18,5	66	22	14	151	33,5
22	Albock	Thoune	38	39	90	9,2	176	41	16	73,5	19,5	14	155	—
57	Renke	Riegsee	39	42	93	9,2	185	38	19	69,5	20,5	14,5	168	29
21	Brienziig	Brienzi	17	42	81	9,8	188	42	18	64	24	15	180	32
			30	40		9,3	180	39,5	18	68	21,5	14,5		31,5
<i>6^e espèce: C. albula</i>														
(4)	Pollan	Lough Erne	26	43	83	12,4	195	46	18	65,5	21	15	155	32
58	Kl. Maräne	Dieksee	21	43	80	13,4	199	48	18	64,5	24	14	177	34
53	"	Schalsee	23	44	82	13,9	202	50	17	65	22,5	13	169	32
			23	43		13,2	198	48	18	65	22,5	14		32,5

(Entre parenthèses; mesures sur matériel fixé.)

Longueur du corps

Deux espèces seulement paraissent avoir des dimensions relativement constantes: *C. wartmanni* dont les diverses populations fluctuent *grosso modo* entre 30 et 40 cm et *C. albula* dont les capacités de croissance paraissent limitées à des moyennes de 20 à 25 cm.

La première espèce, *C. acronius*, devient presque énorme en Suède, atteignant jusqu'à 44 cm en moyenne pour la population du Storsjön, tandis que les populations des Alpes semblent végéter et n'atteignent que 27 cm en moyenne. Les tailles atteintes par les autres espèces sont très variables d'une population à l'autre, celle du lac de Brienz, un *macrophthalmus*, est comme frappée de nanisme; on peut supposer que sa multiplication est considérable eu égard aux conditions précaires d'existence dans un lac alimenté par l'eau glaciaire, froide et limoneuse de l'Aar. *C. fera* semble être l'espèce dont les potentialités de croissance sont les plus grandes.

Écailles de la ligne latérale

On est frappé d'emblée par la différence entre les populations suédoises quelle que soit l'espèce à laquelle elles appartiennent et la plupart de celles des Alpes: toutes les populations du Jämtland accusent une moyenne de 90 ou supérieure à ce nombre, qui n'est atteint dans les Alpes que par quelques contingents. Fonction des conditions écologiques, le nombre des écailles dépend, comme l'a confirmé SVÄRDSON, de la température de l'eau au moment de leur formation chez l'alevin: en eau glacée, les ébauches d'écailles se forment plus nombreuses qu'en eau moins froide. Le nombre d'écailles ne peut donc entrer en ligne de compte pour la systématique des Corégones.

Dans un même lac du plateau suisse, comme celui de Neuchâtel, l'espèce qui fraie en profondeur, où la température est sensiblement stable à environ 5°, présente un faible nombre d'écailles (moyenne 81); celle dont les alevins paraissent exposés aux rigueurs des températures hivernales en beine ou au bord du mont, atteint les 90 écailles des populations du nord. Toutes les formes britanniques ont un nombre d'écailles voisin de 80, conséquence apparente d'un climat océanique plus doux.

Longueur de la tête relativement à la longueur du corps (3/1)

Il me paraît intéressant que ce rapport, dont les écarts d'une espèce à l'autre sont d'ailleurs faibles, soit équivalent dans *C. acronius* et *C. albula*.

Proportions de la tête (rapport M/3)

Une forte valeur de ce rapport signifie une tête relativement haute et courte. C'est donc nettement *C. acronius* qui a la tête la moins allongée relativement à sa hauteur, tandis qu'à l'opposé *C. albula* présente la tête la plus effilée. Ce rapport peut d'ailleurs exprimer d'une façon générale l'allongement relatif de tout l'individu; il est très faible chez la population naine du lac de Brienz; tandis que l'Albock du lac voisin de Thoune, qui est aussi un *macrophthalmus*, fournit une des plus fortes valeurs observées.

Grandeur relative de l'œil (rapport 4/3)

Ce rapport dépend manifestement de la croissance, comme on peut s'en convaincre en considérant les populations de la première espèce: à grande taille correspond un œil relativement petit. C'est probablement pourquoi la population naine du lac de Brienz et la plus petite des petites Marènes, celle du Dieksee, fournissent les indices les plus élevés, voisins de 24. Cependant, il semble que, dans l'ensemble, ce rapport augmente progressivement de la deuxième à la sixième espèce.

Longueur relative de la nageoire pectorale (rapport 6/1)

La nageoire pectorale montre une croissance allomorphique évidente. Elle doit s'accroître progressivement avec l'âge, indépendamment de la rapidité de croissance. Il semble qu'on puisse attribuer à des différences d'âge moyen l'écart notable qui sépare à ce point de vue *C. acronius* de *C. albula* ou même de *C. lavaretus*.

Proportions de la nageoire dorsale (rapport C/D)

Les fortes valeurs du rapport indiquent des nageoires dorsales relativement hautes et étroites, les faibles valeurs, des nageoires

courtes et larges. J'ai signalé dans un précédent travail qu'une nageoire allongée et étroite semblait corrélative de la vie en profondeur. Pour autant que je sois bien renseigné, ce tableau confirme le fait: ont en commun un rapport de 170 ou plus, le Kilch et le Kropfer (*C. acronius*), la grande Marène du Selentersee et le Renke du Chiemsee (*C. fera*), la Bondelle (*C. wartmanni*) et le Brienzlig (*C. macrophthalmus*), populations appartenant à des espèces différentes mais qui ont en commun la particularité de vivre de préférence en profondeur. Peut-être en est-il de même de la petite Marène du Dieksee et du Skelly, par exemple ? Si cette corrélation, allongement de la nageoire dorsale et vie en profondeur est bien authentique, on peut se demander quelle est la cause et quel est l'effet. J'aurai garde de me prononcer, mais je suppose qu'il s'agit d'un caractère adaptatif non héréditaire.

Longueur relative du maxillaire inférieur (rapport max./tête)

Je n'ai malheureusement pas mesuré au début de mes recherches la longueur du maxillaire parce que je m'en tenais aux mensurations de STEINMANN. Cette mesure m'est apparue utile au cours des travaux; elle s'est en effet révélée une des plus intéressantes, en particulier comme caractère d'appoint pour distinguer *C. wartmanni* de *C. macrophthalmus*, ce dernier ayant le museau nettement plus allongé. *C. albula*, grâce à son menton saillant, fournit la valeur la plus forte de ce rapport, qui devrait être repris de façon systématique pour être jugé à sa juste valeur.

* * *

On peut conclure de cette rapide analyse de quelques caractères de morphologie externe que les proportions du corps telles qu'elles sont exprimées au tableau 16 ou tout autres valeurs comme celles que nous avons discutées précédemment (DOTRENS et QUARTIER 1949) sont inutilisables pour un classement systématique des populations.

Cette conclusion n'est évidemment pas neuve, mais elle ne paraît pas avoir été admise par les auteurs qui prennent ces mesures en considération pour aboutir à des subdivisions qui sont sans intérêt pratique ni valeur systématique. En revanche, il serait

intéressant, en se basant sur les données de la biométrie, d'examiner point par point quelles sont les particularités biologiques du milieu qui modifient dans un sens ou dans l'autre les proportions moyennes observées dans une espèce donnée. Les commentaires précédents peuvent être considérés comme des hypothèses de travail pour des études et observations écologiques approfondies.

CORRESPONDANCE AVEC LE SYSTÈME DE JÄRVI (1928)

La correspondance de cette classification avec celle de JÄRVI (1928) est remarquable, si on considère que celle-ci est en partie fondée sur des populations de Laponie et celle-là, principalement sur les Corégones alpins. Voici cette correspondance :

JÄRVI (1928)

- | | |
|--------------------------------------------------------------|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| 1° <i>C. acronius</i> Smitt
Br. 21 à 22
éc. 3,5 | <i>C. fera</i> Jurine
= Inari Flussmaräne (<i>f. inarensis</i>)
Br. 21,6
long. relat. branch.: 7,8 |
| 2° <i>C. fera</i> Jurine
Br. 24 à 25
éc. 4,5 | <i>C. holsatus</i> Thien.
= Lehtisiika Maräne (<i>f. anarensis</i>)
Br. 24,1
long. relat. branch.: 6,8 |
| 3° <i>C. lavaretus</i> (L.)
Br. 28 à 29
éc. 5 à 5,5 | <i>C. lavaretus</i> L.
Lappländische Maräne (<i>f. lapponica</i>) Inari
Br. 28,7
Wandermaräne (<i>f. typica</i> Thien.)
Br. 29,8
long. relat. branch.: 10,6 |
| 4° <i>C. wartmanni</i> Bloch.
Br. 35 à 36
éc. 7,5 | <i>C. wartmanni</i> Bl.
Riika Maräne (<i>f. borealis</i>)
Br. 33 à 34
long. relat. branch.: 8,2 à 8,9
Murokas Maräne
Br. 35 à 38,7
long. relat. branch.: 8,8 à 9,9 |
| 5° <i>C. macrophthalmus</i> Nüsslin
Br. 40
éc. 9 à 9,5 | <i>C. macrophthalmus</i> Nüssl.
Kleine Binnensee Maräne
Br. 42,5
long. relat. branch.: 8,1 |
| 6° <i>C. albula</i> (L.)
Br. 43
éc. 13 à 13,5 | |
| 7° — | <i>C. generosus</i> Peters
Edelmaräne = Grosse Binnensee
Maräne (<i>f. aspia</i> Smitt)
Br. 45,8 à 49,5
long. relat. branch.: 6,9 à 8,9 |

On n'observe qu'une seule divergence importante. JÄRVI donne le nom de *C. fera* Jurine à la première espèce alors qu'il est évident que la Féra de Jurine, comme la grande Marène du Selentersee (*C. holsatus*) appartiennent au type Sandfelchen, donc à la deuxième espèce.

C. holsatus tombe de ce fait en synonymie avec *C. fera* Jurine et la première doit s'appeler *C. acronius* Smitt.

JÄRVI exprime la longueur relative des branchiospines en divisant la longueur totale de l'arc par la longueur de la plus longue branchiospine. La valeur indiquée est donc d'autant plus faible que les branchiospines sont relativement plus longues. Je ne m'explique pas comment il se fait que les différences entre espèces ne soient pas plus évidentes, et encore moins que cette valeur atteigne son maximum chez *C. lavaretus*.

Je n'ai pas rencontré, au cours de mes recherches, une seule population appartenant à l'espèce *C. generosus* Peters.

COMPARAISON AVEC LE SYSTÈME DE BERG

Je me base pour cette comparaison sur le système de BERG tel qu'il figure page 378 dans le travail de WAGLER (1941).

J'ai déjà dit pourquoi l'opposition *C. albula*-*C. lavaretus* me paraît erronée. Si on accorde le rang spécifique aux sous-espèces de BERG on peut établir une certaine correspondance moyennant diverses retouches :

C. l. wartmanni est divisé, pour l'Europe moyenne, 25 *nationes* qui sont purement théoriques. Une bonne partie d'entre elles sont artificielles, l'auteur ayant repris les subdivisions de FATIO en y ajoutant encore, et en fondant schématiquement une *natio* pour chaque lac sans se préoccuper de la nature véritable des populations. C'est ainsi qu'il admet dans le lac de Constance à la fois *C. l. wartmanni* et *C. l. wartmanni natio macrophthalmus*, deux *nationes* différentes dans le même lac pour la même sous-espèce !

Il est évident que *wartmanni* doit être scindé en deux sous-espèces (en deux espèces dans le système adopté dans le présent travail) :

$$C. l. wartmanni \left\{ \begin{array}{l} C. l. wartmanni \\ C. l. macrophthalmus \end{array} \right.$$

Les 25 *nationes* se répartissent entre les deux groupes ou ne sont que des mélanges ou des populations plus ou moins altérées.

Sous *C. l. fera* BERG nomme 12 *nationes* qui sont en réalité des populations de pureté variable et qui se subdivisent aussi en deux groupes:

$$C. l. fera \begin{cases} C. l. fera \\ C. l. lavaretus \end{cases}$$

Mis à part *C. l. acronius* qui subsiste, il reste encore dans le système de BERG quelques sous-espèces qui tombent en synonymie. Ce sont:

C. l. holsatus tombe en synonymie avec *C. l. fera*.

C. l. maraena qui n'est pas une forme alpine = *C. l. fera*.

C. l. sulzeri, créations de FATIO pour des populations actuellement disparues et qui étaient probablement des *C. l. lavaretus*.

C. l. hoferi Berg, du Chiemsee, que j'ai rapporté à *Coregonus fera*.

C. l. hiemalis Jurine, du Léman, forme disparue qui était probablement un produit artificiel ou hybride.

C. l. bezola Fatio, du lac du Bourget, absolument comparable à la précédente.

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS

L'étude de quelque 60 populations de Corégones provenant de divers lacs de la région alpine, du nord de l'Allemagne, du Jämtland en Suède, du Danemark, de la Grande-Bretagne et de l'Irlande du Nord, et celle d'une population importée en Auvergne, aboutit à distinguer six espèces caractérisées surtout par le nombre et la longueur relative des branchiospines du premier arc branchial. Dans la mesure du possible, ces populations ont été examinées et mesurées sur place.

Ces six espèces sont:

C. acronius Rapp: 20 à 22 Br. et 3,5 écarts interspinaux en moyenne.

C. fera Jurine: 24 à 25 Br. et 4,5 écarts interspinaux en moyenne.

C. lavaretus (L.): 29 à 30 Br. et 5,5 écarts interspinaux en moyenne.

C. wartmanni Bloch: 35 à 36 Br. et 7,5 écarts interspinaux en moyenne.

C. macrophthalmus Nüsslin: 40 Br. et 9 à 10 écarts interspinaux en moyenne.

C. albula (L.): 43 Br. et 13 écarts interspinaux en moyenne.

Une fonction discriminante, $Xp = 3,5 x + y$, a été calculée qui prend en considération le nombre de branchiospines du premier arc (x) et la longueur relative des branchiospines exprimée par le rapport en % de la plus grande d'entre elles à la longueur de la branche inférieure de ce premier arc (ce rapport = y).

La plupart des populations examinées ont montré des degrés divers de mélange, brassages, introgressions et hybridations qui semblent pour la plupart consécutifs aux interventions humaines. L'examen des principales mensurations sur les populations les plus pures des diverses espèces confirme la difficulté insurmontable de distinguer des caractères morphologiques valables pour la systématique. Ce qui revient à dire que les subdivisions en sous-espèces ou en types écologiques, dans l'état actuel de nos connaissances, ne sauraient être que subjectives et arbitraires.

RÉFÉRENCES

- BLIS, C. I. 1935. *The calculation of the dosage-mortality curve*. Ann. applied Biol. 22: 134-167.
- DOTRENS, E. 1950. *Le Corégone actuel du Léman*. Rev. suisse Zool. 57: 689-813.
- 1953. *Contribution à la connaissance du Weissfelchen de l'Untersee (genre Coregonus Salmonid.)*. Rev. suisse Zool. 60: 452-461.
- 1955. *Acclimatation et hybridation de Corégones*. Rev. suisse Zool. 62, fasc. suppl.: 101-118.
- 1958. *Sur les Corégones de Grande-Bretagne et d'Irlande*. XV^e Congrès de Zool., sect. V, 3 p.
- et QUARTIER, A. 1949. *Les Corégones du lac de Neuchâtel. Etude biométrique*. Rev. suisse Zool. 56: 689-730.
- EINSELE, W. 1943. *Über das Wachstum der Coregonen im Voralpengebiet insbesondere über das Verhältnis von Schuppenlängenwachstum*. Z. Fisch. u. d. Hilfswiss. 41: 23-45.
- FATIO, V. 1890. *Faune des Vertébrés de la Suisse*. Vol. 5. *Histoire naturelle des poissons*. II^e partie. Georg. Genève et Bâle.

- FISHER, R. A. 1946. *Statistical Methods for Research Workers*. Parag. 49.2, 10th edition. Oliver and Boyd, Edinburgh.
- FOREL, F. A. 1904. *Le Léman, monographie limnologique*. Rouge, Lausanne, 3 vol.
- GASOWSKA, M. 1956. *Research on an reciprocal cross-breeding of Coregonus lavaretus maraenoides Poliakov and Coregonus albula (L.)* (en polonais, résumé anglais). *Polskii Archiv. Hydrobiol.* III (XVI): 253-268.
- JÄRVI, T. H. 1928. *Über die Arten und Formen der Coregonen s.str. in Finnland*. *Acta zool. fenn.* 5, 259 p.
- KENNEDY, W. A. 1943. *The Whitefish. Coregonus clupeaformis (Mitchill) of the Lake Opeongo, Algonquin Park, Ontario*. *Publ. Ontario Fish. Res. Labor.* 51: 23-66.
- LAMOTTE, M. 1948. *Introduction à la Biologie quantitative*. Masson, Paris, 369 p.
- MONTI, R. 1929. *Biologia dei Coregoni nei laghi italiani*. *Riv. Biol. Milano* II: 317-335, 709-729, 733-764.
- NÜMANN, W. 1938. *Kritische Bemerkungen zu Waglers Aufsatzserie über die Bewirtschaftung der Renkenseen des Vorderalpengebiets*. *Allg. Fischrei-Z.* 63: 100-104.
- SONNEBORN, T. M. 1957. *Breeding systems, reproductive methods, and species problem in Protozoa in The Species Problem*. *A. A. Adv. Sc., Wash. D. C. Publ. No. 50*.
- SPILLMANN, J. 1958. *Sur deux poissons des collections du Muséum, témoins de l'existence au XIX^e siècle, dans le lac Léman, de Corégones du type « dispersus »*. *Bull. Muséum, Paris*, 2^e sér. 30: 144-145.
- STEINMANN, P. 1948. *Der Weissfelchen des Bodensees und die Frage der Artbildung im Felchengeschlecht*. *Z. Hydrol., Aarau* 10/4: 3-12.
- 1950. *Ein neues System der mitteleuropäischen Coregonen*. *Rev. suisse Zool.* 57: 517-525.
- 1950. (II.) *Monographie der schweizerischen Coregonen*. Birkhäuser, Bâle, 490+pp 54 à 191. *Sonderabdr. Schw. Z. Hydrol.* 12, fasc. 1 et 2 et 13, fasc. 1.
- SVÄRDSON, G. *The Coregonid Problem*. *Inst. Fresh-Water Res. Drottningholm*. 1949, rep. 29: 89-101; 1950, rep. 31: 151-162; 1951, rep. 32: 79-166; 1952, rep. 33: 204-232; 1953, rep. 34: 142-166; 1957, rep. 38: 267-356.
- 1958. *Systematics of To-Day in Proceedings of a symposium held at the Univ. of Uppsala*. *Uppsala Univ. Årsskrift* 6: 231-239.
- VIVIER, P. 1958. *Un exemple d'acclimatation ancienne: les Corégones des lacs du Massif central*. *Ann. Stat. centr. Hydrol. appl.* 7: 241-250.

- WAGLER, E. 1937. *Die Systematic der Voralpencoregonen*. Int. Rev. ges. Hydrob. Hydrol. 35: 345-446.
- 1941. *Die Lachsartigen: Coregonen* in *Handbuch der Binnenfischerei*. 3: 371-501.
- 1950. *Die Coregonen in den Seen des Voralpengebietes XI Herkunft- und Einwanderung der Voralpencoregonen*. Veröff. zool. Staatsvers. München 1: 3-62.
- WUNDER, W. 1939. *Die « Hungerform » und die « Mastform » des Karpfens (Cyprinus carpio L.)*. Z. Morph. Ökol. Tiere 35: 594-614.
- ZANDT, F. 1937. *Zur Biologie des Blaufelchens (Coregonus wartmanni Bl.) des Bodensees*. Inter. Rev. Hydrob. 36/1-2: 138-169.
- 1950. *Idem, 2 Beitrag: Verteilung der Altersklassen im Bodensee*. Arch. Hydrol. Stuttgart 43: 459-496.
-

INSTITUT DE ZOOLOGIE, UNIVERSITÉ DE NEUCHÂTEL
Directeur: Professeur Jean G. BAER

Revision des *Cyclocoelidae* Kossack 1911 (*Trematoda*)

par

Georges DUBOIS

Avec 11 figures et 5 tableaux dans le texte

La difficulté dans laquelle nous nous sommes trouvé en déterminant un *Cyclocoelien* de la collection de M^{lle} Dr June MAHON, de Londres, est à l'origine de ce travail. En présence d'une centaine de formes décrites, dont l'habitat ne diffère guère (voies respiratoires et annexes), sujettes à la variabilité individuelle (comme tous les Trématodes) et dont plusieurs sont transitionnelles entre celles qui constituent les sous-familles admises jusqu'ici, nous avons entrepris une étude comparative dans le but de rechercher les bonnes espèces et d'établir leur synonymie. Nous avons été aidé dans cette tâche par des prêts de matériaux et d'ouvrages manquant à notre bibliothèque.

Nous remercions M. le Dr Allen McINTOSH, parasitologiste à l'« Agricultural Research Center » de Beltsville, MD., de nous avoir prêté les types et cotypes de *Cyclocoelum obscurum* (Leidy), *Cyclocoelum halli* Harrah, *Cyclocoelum dumetellae* Zelif et *Cyclocoelum nittanyense* Zelif; M. le Dr E. KRITSCHER, du « Naturhistorisches Museum » de Vienne, par qui nous eûmes l'avantage d'examiner le matériel original du *Monostomum cymbium* Diesing et un autre *Cyclocoelien* attribué à tort à *Cyclocoelum mutabile* (Zeder); M. le professeur Jean G. BAER, qui a eu l'obligeance de mettre à notre disposition les *Cyclocoeliens* déposés à l'Institut de Zoologie de l'Université de Neuchâtel. Grâce à lui, encore, nous avons pu

consulter un grand nombre de publications et compléter notre liste bibliographique. M. le D^r Villy AELLEN, du Muséum d'Histoire naturelle, à Genève, a bien voulu vérifier les listes d'hôtes, en se référant à l'ouvrage de PETERS.

Nous avons reçu des microfilms ou des photocopies du professeur LAURO TRAVASSOS, de Rio de Janeiro, du D^r Alain CHABAUD, professeur agrégé à la Faculté de médecine de Paris, du D^r I. OKAMURA, éditeur de la « Kumamoto Medical Society » et professeur au Département de parasitologie de la « Kumamoto University School of Medicine », au Japon, sollicité par M^{lle} D^r June MAHON, du « Bedford College (University of London) ». Nous remercions très vivement ces aimables correspondants de leur précieuse contribution, ainsi que M. Robert Ph. DOLLFUS, du Muséum de Paris, auquel on doit un mémoire fondamental sur les Cyclocoeliens et qui nous a donné l'occasion inespérée de consulter l'étude de A. M. del PONT (1926).

Notre reconnaissance s'adresse encore à M. le D^r Stephan PRUDHOE, du British Museum, qui a bien voulu nous fournir un complément d'information au sujet du travail de C. C. TANG (1944), dont nous n'avions qu'un tiré à part incomplet, et au professeur Satyu YAMAGUTI, de l'« Okayama University Medical School », au Japon, qui a eu l'obligeance de traduire la description du *Cyclocoelum japonicum* Kurisu.

I. HISTORIQUE ET PRINCIPES DE CLASSIFICATION

Cette famille de Trématodes a déjà fait l'objet de cinq études systématiques: celles de KOSSACK (1911), de HARRAH (1922), de WITENBERG (1923 et 1926), de JOYEUX et BAER (1927) et, enfin, celle de DOLLFUS (1948).

Dans leurs classifications, KOSSACK et HARRAH répartissent les Cyclocoelidés en deux groupes d'après la position relative des glandes génitales (KOSSACK, p. 507-508; HARRAH, p. 233-234). A la sous-famille des *Cyclocoelinae* Stossich 1902, le second auteur ajoute celles des *Typhlocoelinae* et des *Ophthalmophaginae*.

La tentative de WITENBERG de classer les *Cyclocoelinae* (incluant les Ophthalmophaginés) selon une méthode rationnelle (voir son

tableau 2, annexé à la page 125) aboutit à la création de 7 tribus définies par la topographie des glandes génitales, tribus dans lesquelles se répartissent 16 genres se différenciant par le degré d'extension et l'orientation des anses utérines ¹.

La revision simplificatrice de JOYEUX et BAER ne laisse subsister que 3 genres: *Cyclocoelum*, *Spaniometra* ² et *Typhlocoelum* (les deux premiers basés sur la position de l'ovaire par rapport aux testicules; le dernier, sur la présence de diverticules intestinaux à la face interne des caeca). Les sous-familles *Cyclocoelinae* et *Typhlocoelinae* sont supprimées. Cette tendance à épurer conduira P. N. CHATTERJI (1958) à valider deux genres seulement, *Cyclocoelum* et *Typhlocoelum*, toutefois divisés et subdivisés l'un et l'autre en trois groupes de deux sous-groupes d'après la position relative des gonades.

En ce qui concerne ses grandes divisions, la classification de DOLLFUS est la même que celle de HARRAH: les deux premières sous-familles de l'auteur américain (*Cyclocoelinae* et *Typhlocoelinae*) sont élevées au rang de familles, tandis que la troisième (*Ophthalmophaginae*) est incluse, après amputation d'une partie de son contenu, dans les *Bothriogastridae*. Les trois familles (constituant la superfamille des *Cyclocoeloidea* Alb. Henry 1923) se répartissent naturellement en deux groupes qui s'opposent par l'absence ou la présence de diverticules intestinaux. A l'encontre du système simplifié de JOYEUX et BAER, cette classification complexe reprend presque tous les genres et sous-genres admis par WITENBERG (1923, 1926, 1928) et les ordonne selon deux critères essentiels, tirés de son tableau à double entrée, à savoir: 1° la position des testicules l'un par rapport à l'autre et par rapport à l'ovaire; 2° la disposition des anses utérines.

Bien qu'il soit basé sur la combinaison des deux meilleurs caractères morphologiques, ce système ne résoud pas les difficultés soulevées par l'existence, dans la famille des *Cyclocoelidae*, de formes « peut-être intermédiaires, les unes aux *Cyclocoelinae* et

¹ Au sujet de cette classification, L. SZIDAT (1928, p. 338) écrit: « So bestechend WITENBERGS systematische Einteilung der *Cyclocoeliden* auf den ersten Blick wirkt, scheint es mir doch recht zweifelhaft zu sein, ob es richtig ist, bei unserer geringen Kenntnis der *Cyclocoeliden* und ihrer Jugendstadien so zahlreiche Gattungen aufzustellen, die oft nur eine gute Art enthalten ».

² *Spaniometra* Kossack 1911 aurait dû céder la priorité à *Ophthalmophagus* Stossich 1902, comme le remarque STUNKARD (1934, pp. 448-449).

aux *Haematotrophinae*, les autres aux *Cyclocoelinae* et aux *Hyptiasminae*» (cf. DOLLFUS, *op. cit.*, pp. 137-140). Le voisinage de *Harrahium* Wit. et de *Corpopirum* Wit., par exemple, ne justifie pas l'écart que leur imposent les cadres du système. Ceux-ci traduisent une ordonnance idéale d'un nombre excessif de genres, à laquelle la réalité ne se plie qu'imparfaitement. R.-Ph. DOLLFUS, lui-même, reconnaît « l'extrême difficulté qu'il y a à faire entrer toutes les espèces décrites dans des divisions systématiques strictement délimitées ». Cette difficulté tient évidemment à la plasticité de l'animal dont les organes sont mobiles autour d'une position d'équilibre, aux variations individuelles en rapport avec l'âge et le degré de réplétion de l'utérus¹, aux différences résultant des divers modes de fixation des matériaux. D'où la nécessité d'observer plusieurs exemplaires afin d'établir un type moyen (cf. JOYEUX et BAER, 1927, p. 422) et la recommandation de ne point créer d'espèces ou de genres nouveaux sur l'examen d'un seul individu !

Ces considérations nous inclinent à la simplification: une taxinomie aussi complexe n'est pas le reflet de la similitude des formes qui y sont incluses. Nous avons procédé à une étude comparative de toutes celles qui figurent dans l'inventaire très complet qu'en a dressé R.-Ph. DOLLFUS et de quelques-unes plus récemment décrites. A notre avis, les critères tirés de l'orientation et de l'extension latérale des anses utérines, qui sont utilisés en premier lieu par DOLLFUS pour la discrimination des sous-familles et de la plupart des genres ou sous-genres, doivent céder le pas à ceux que fournit la topographie des gonades et n'intervenir que secondairement², en particulier dans la définition des espèces (cf. tableaux II et III)³. Ces dernières se distinguent en outre par la situation du pore génital (péribuccal, prosthépharyngien, méso- à opisthopharyngien, ou

¹ En ce qui concerne *Ophthalmophagus variolaris* (Fuhrmann) [syn. *Bothriogaster variolaris*], par exemple, les anses utérines de l'exemplaire immature décrit par FUHRMANN (1904, fig. 1) sont comprises entre les branches de l'intestin, tandis que chez les spécimens ovigères, observés par PÉREZ VIGUERAS (1940, pp. 20, 22-24, fig. 7 et microphotos 6, 7, 7a), elles envahissent les champs extracaecaux dès les deux cinquièmes de la longueur du corps.

² C'est aussi l'opinion de LAL (1957, pp. 177-178) qui « regards the relative position of the gonads of high generic importance ».

³ L'examen de divers individus d'un même matériel suffit parfois à prouver que l'orientation transversale ou en chevrons des anses utérines peut dépendre du degré de contraction ou d'extension de la région correspondante du corps.

péranpharyngien)¹, le diamètre du pharynx (très rarement des œufs dont les dimensions sont particulièrement variables), la position de l'intestin par rapport aux bords latéraux du corps et la topographie des vitellogènes. Le critère tiré de la confluence (ou de la non-confluence) de ces derniers sous l'arc intestinal, à l'extrémité postérieure du corps, n'a pas de valeur absolue, mais les données statistiques en établissent facilement la suffisance. Encore faut-il savoir que ce caractère topographique peut échapper à l'observation dans l'examen des Cyclocoelidés par la face dorsale. La plupart des espèces paraissent adaptées à un ordre d'Oiseaux déterminé (cf. tableaux I-V, spécificité parasitaire, p. 117, et listes d'hôtes par espèces de Cyclocoelidés, pp. 119-139).

L'utilisation de ces critères nous amène à un regroupement des formes décrites (près d'une centaine (!), trouvées presque toutes dans le même habitat et dont la plupart sont parasites de *Charadrii*, de *Ralloidea*, de *Gruoidea*, d'*Anseres* et de *Passeres*). Ce regroupement est presque aussi simple que la classification de JOYEUX et BÆR: il maintient une seule famille (mais divisée en deux sous-familles: *Cyclocoelinae* Stossich 1902 et *Typhlocoelinae* Harrah 1922), avec 4 genres et 31 espèces (cf. p. 75).

A peu de choses près, les genres *Cyclocoelum* Brandes et *Ophthalmophagus* Stossich de la sous-famille des *Cyclocoelinae*, et les sous-genres du premier (*Cyclocoelum* Witenberg, *Haematotrepheus* Stossich et *Hyptiasmus* Kossack) correspondent d'une part aux tribus de la classification de WITENBERG (1926), d'autre part aux familles et sous-familles admises par DOLLFUS (1948) [*Cyclocoelidae* (divisés en *Cyclocoelinae*, *Haematotrepheinae* et *Hyptiasminae*) et *Bothriogastridae*].

¹ Ces termes ont été utilisés par DOLLFUS (1948, pp. 134, 135 et 136):
prosthépharyngien = au niveau du bord antérieur du pharynx, ou plus en avant;
mésopharyngien = au niveau du milieu du pharynx, ou presque;
opisthopharyngien = au niveau du bord postérieur du pharynx, ou tout près du bord postérieur;
péranpharyngien = nettement au-delà du pharynx, au niveau de la bifurcation intestinale.

Les positions méso- et opistho- sont indistinctes. De plus, lorsque le pharynx est petit, et selon le degré d'extension de la région céphalique, le pore génital peut se déplacer par rapport à cet organe et apparaître tantôt opistho- ou mésopharyngien, tantôt prosthépharyngien (cas de *Cyclocoelum* (*Haematotrepheus*) *brasilianum* Stossich).

II. SYSTÉMATIQUE

Nous divisons les *Cyclocoelidae* en deux sous-familles caractérisées ainsi :

Cyclocoelinae Stossich 1902: Corps linguiforme ou lancéolé (3 à 6 fois plus long que large). Bord interne de l'intestin toujours dépourvu d'une suite de diverticules. Acetabulum vestigial situé entre le cinquième et le septième de la longueur du corps ¹, derrière la bifurcation intestinale.

Typhlocoelinae Harrah 1922: Corps elliptique ou ovale (2 à 3 fois plus long que large, à largeur maximum dans la première moitié ou à mi-longueur). Bord interne de l'intestin pourvu ou non d'une suite de 9 à 13 diverticules. Acetabulum vestigial situé entre le tiers et la mi-longueur du corps ². (Les Ansériformes sont leurs hôtes de prédilection, dont ils choisissent la trachée comme habitat.)

Nous admettons deux genres de Cyclocoelinés: *Cyclocoelum* Brandes 1892 [type: *mutabile* (Zeder 1800)] et *Ophthalmophagus* Stossich 1902 [type: *singularis* Stossich 1902]. Dans le premier, nous réunissons toutes les formes dont l'ovaire est antérieur ou latéral par rapport aux testicules, ou encore situé entre eux ³. Dans le second, nous groupons les espèces dont l'ovaire est postérieur aux testicules, en faisant remarquer que leur habitat normal est l'orbite, les fosses nasales et la cavité infra-orbitaire ⁴.

Le genre *Cyclocoelum* se divise en trois sous-genres, avant tout d'après la position d'équilibre des glandes génitales.

¹ Cf. FUHRMANN (1904, fig. 1: individu immature), MORISHITA (1924, pl. XX, fig. 7), NOBLE (1933, pl. L, fig. 1), GINEZINSKAJA (1947, fig. 1, 2, 3 et 4d), DOLLFUS (1948, fig. 7 et 13), FERNANDO (1950, fig. 4).

² Cf. COHN (1904, pl. XI, fig. 1), SZIDAT (1928, fig. 6; 1933, fig. 3d), LAL (1936, fig. 1), KRULL (1940, fig. 1).

³ Une seule exception: chez *Cyclocoelum vogeli* Szidat, l'ovaire est toujours situé sur la ligne médiane, immédiatement au-devant de l'arc intestinal.

⁴ La découverte d'*Ophthalmophagus variolaris* (Fuhrmann) dans l'intestin d'un Accipitridé sud-américain, *Rostrhamus sociabilis* (Vieill.), s'explique par le fait que l'exemplaire décrit par FUHRMANN (1904) était immature. Le tube digestif est l'habitat temporaire des métacercaires ingérées, qui, après leur métamorphose, gagnent la trachée et les bronches (cf. BAUDET 1929, SZIDAT 1932). TRAVASSOS (1922) aurait retrouvé l'espèce dans la cavité abdominale du même hôte (Brésil, Mato Grosso). PÉREZ VIGUERAS (1940) la redécrit d'après des exemplaires recueillis dans les fosses nasales de *Rostrhamus sociabilis levis* Friedmann.

Dans le sous-genre *Cyclocoelum* Witenberg 1928, l'ovaire est au sommet d'un triangle dont la base est une ligne joignant les centres des testicules non contigus. Les anses utérines sont orientées transversalement, sans inflexion forte ou générale en direction postéro-externe; elles sont entièrement comprises entre les branches de l'intestin ou empiètent plus ou moins sur elles sans dépasser très sensiblement et en plusieurs points leur bord externe.

Dans le sous-genre *Haematotrephus* Stossich 1902, les testicules sont contigus ou très rapprochés¹; l'ovaire est au sommet d'un triangle dont la base est la ligne joignant leurs centres, et ce sommet est prétesticulaire ou au niveau du bord antérieur du premier testicule. Les anses utérines sont généralement et assez nettement infléchies en direction postéro-externe, ou disposées plus ou moins régulièrement en chevrons, — les dernières pouvant embrasser les testicules (boucles descendantes); elles sont comprises entre les branches de l'intestin ou débordent celles-ci, outrepassant même parfois les glandes vitellogènes.

L'étude comparative des espèces d'*Haematotrephus* montre la constance des relations topographiques des glandes génitales, tandis qu'on observe tous les degrés d'extension des anses utérines par rapport aux branches de l'intestin (voir tableau II et description des espèces, pp. 95-101).

Dans le sous-genre *Hyptiasmus* Kossack 1911, l'ovaire est toujours intertesticulaire, exactement ou presque exactement sur la ligne joignant les centres des testicules², le plus souvent rapproché du testicule postérieur et pouvant même le toucher. Certains *Hyptiasmus* ont le pore génital en avant du pharynx ou plus

¹ Chez *Cyclocoelum (Haematotrephus) brasilianum* Stossich, Kossack (1911, p. 521 et pl. 13, fig. 6) observe cette disposition régulière: « Die beiden Hoden liegen gewöhnlich unmittelbar benachbart, nur den Dottergang zwischen sich lassend ». Mais il ajoute: « Ausnahmsweise können auch wenige Uterusschlingen zwischen sie treten ». Voir aussi Stossich (1902, pl. II, fig. 7-8) et les figures 6 et 9 de ce mémoire.

Chez l'espèce synonyme, *C. (H.) halli* Harrah 1922, nous avons observé que la première anse utérine peut contourner normalement l'ovaire (fig. 8) ou s'insinuer entre les testicules, jusqu'à atteindre l'arc intestinal (fig. 5). Voir aussi HARRAH (1922, p. 39 et pl. II, fig. 5).

² Chez *Cyclocoelum (Hyptiasmus) robustum* Stossich, l'ovaire est légèrement à gauche de la ligne joignant les centres des testicules (mais rapproché du testicule postérieur). Voir Stossich (1902, pl. III, fig. 11-12) et BYCHOWSKAJA-PAWLOWSKAJA (1953, fig. 26). Une légère déviation de l'ovaire peut aussi être constatée chez *C. (H.) elongatum* Harrah.

exactement au milieu du prépharynx, tandis que d'autres (les *Pseudhyptiasmus* et *Allopyge* de la classification de DOLLFUS) l'ont à l'extrémité postérieure de cet organe ou au niveau de la bifurcation intestinale. Cette différence ne justifie pas le maintien de groupes distincts, puisqu'on la retrouve dans les sous-genres *Cyclocoelum* et *Haematotrephus*, ainsi que dans le genre *Ophthalmophagus*, et qu'au surplus elle ne coïncide pas avec la discrimination des espèces d'après la disposition des anses utérines (cf. tableau III).

Les *Typhlocoelinae*, parasites de la trachée d'Anatidés, sont représentés par deux genres: *Typhlocoelum* Stossich 1902 et *Neivaia* Travassos 1929, le second se distinguant du premier par l'absence de diverticules intestinaux.

Le genre *Typhlocoelum* a comme type *T. cucumerinum* (Rudolphi 1809) [syn. *Monostomum flavum* Mehlis 1831]¹. Jusqu'à présent, tous les auteurs lui attribuaient, comme seconde espèce, *Monostomum cymbium* Diesing 1850. Or, ce dernier, dont nous avons examiné deux exemplaires originaux, obligeamment prêtés par le Dr E. KRITSCHER du « Naturhistorisches Museum » de Vienne (Zool. Samml., Inv. n° 4.505, de l'œsophage de « *Himantopus Wilsonii* », Brésil), n'a pas de diverticules intestinaux (fig. 11) ! La description plus que sommaire de DIESING (1850, p. 320; 1855, p. 62, pl. II, fig. 1-2) ne fait d'ailleurs aucune mention à ce sujet. MONTICELLI (1892, p. 684), qui examina le troisième spécimen original (disparu ?), indique seulement que l'œsophage bifurque pour former « due lunghe braccia intestinali tubolari... », ce qui ne l'empêchera pas d'identifier *M. cymbium* avec *M. flavum* (p. 707 et 708) !

L'espèce brésilienne que TRAVASSOS (1921) décrit sous le nom de *Typhlocoelum neivai* et dont cet auteur fait le type de son genre *Neivaia*, en 1929, est en tout point identique à *Monostomum cymbium* Diesing. Il s'en suit: 1° que celui-ci doit être nommé *Neivaia cymbium* (Diesing 1850) comb. nov.; 2° que son prétendu synonyme, *Tracheophilus sisowi* Skrjabin 1913, devient valide comme espèce congénérique de *Typhlocoelum cucumerinum* (Rudolphi), sous le nom de *Typhlocoelum sisowi* (Skrjabin 1913) comb. nov. Les deux formes s'opposent par l'aspect des testicules (ramifiés chez

¹ Les autres synonymes seront indiqués plus loin (p. 108).

cucumerinum, globuleux chez *sisowi*) et par la situation du pore génital (més- ou opisthopharyngien chez la première, prosthépharyngien chez la seconde) ¹. Le maintien du genre *Tracheophilus* Skrjabin 1913, réduit au rang de sous-genre par DOLLFUS (1948), ne nous paraît pas justifié ².

TABLEAU DES DIVISIONS SYSTÉMATIQUES
DE LA FAMILLE DES *Cyclocoelidae* KOSSACK 1911, *emend.*

Sous-familles	Genres	Sous-genres	Espèces
Cyclocoelinae	Cyclocoelum	Cyclocoelum	<i>mutabile</i> (Zeder 1800)
			<i>obscurum</i> (Leidy 1887)
			<i>ovopunctatum</i> Stossich 1902
			<i>phasidi</i> Stunkard 1929
			<i>vogeli</i> Szidat 1932
			<i>theophili</i> Dollfus 1948
		Haematotrephus	<i>lanceolatum</i> (Wedl 1858)
			<i>tringae</i> Stossich 1902
			<i>phaneropsolum</i> Stossich 1902
			<i>brasilianum</i> Stossich 1902
Cyclocoelinae	Cyclocoelum	Hyptiasmus	<i>kossacki</i> (Witenberg 1923)
			<i>jaenschii</i> T. H. Johnston et Simpson 1940
			<i>gendrei</i> n. sp.
			<i>arcuatum</i> Stossich 1902
			<i>robustum</i> Stossich 1902
			<i>oculeum</i> Kossack 1911
			<i>ominosum</i> Kossack 1911
			<i>antigones</i> (S. J. Johnston 1913)
			<i>magnum</i> S. J. Johnston 1916
			<i>elongatum</i> Harrah 1921
<i>vagum</i> Morishita 1924			
<i>magniproles</i> Witenberg 1928			
<i>skrjabini</i> (Shakhtakhtinskaja 1951)			
Cyclocoelinae	Ophthalmophagus	<i>singularis</i> Stossich 1902
			<i>oculobius</i> (Cohn 1902)
			<i>variolaris</i> (Fuhrmann 1904)
			<i>magalhãesi</i> Travassos 1921
Typhlocoelinae	Typhlocoelum	<i>magalhãesi</i> Travassos 1921
			<i>skrjabinianus</i> (Witenberg 1926)
			<i>cucumerinum</i> (Rudolphi 1809)
Typhlocoelinae	Neivaia	<i>sisowi</i> (Skrjabin 1913)
			<i>cymbium</i> (Diesing 1850)

¹ Définition de ces termes: voir p. 71, note 1.

² *Typhlocoelum hepaticum* Sugimoto 1919 tombe dans les *species inquirendae* (cf. MORISHITA 1929).

Quant à *Typhlophilus shovellus* Lal 1936, nous n'hésitons pas à le considérer comme synonyme de *Typhlocoelum cucumerinum*: il est décrit d'après deux lots de jeunes exemplaires (3,6 mm de longueur sur 1,15 mm de largeur) provenant de *Spatula clypeata* (L.), à pore génital opisthopharyngien, à testicules faiblement ramifiés et incomplètement développés, à œufs encore très petits (20/10 μ !); leur découverte dans l'habitat temporaire qu'est l'intestin et la présence d'un acetabulum assez grand (125 μ de diamètre) constituent des preuves suffisantes d'un développement inachevé¹.

Synonymie des genres et des sous-genres (avec leur espèce-type)

Genre CYCLOCOELUM Brandes 1892

[type: *C. mutabile* (Zeder 1800)]

Cyclocoelum Witenberg 1928 [type: *C. (C.) mutabile* (Zeder 1800)].

Antepharyngeum Witenberg 1923, s.-g. [renommé *Cyclocoelum*, en 1928, avec *C. mutabile* (Zeder 1800)].

Mediopharyngeum Witenberg 1923, s.-g. [supprimé en 1926].

Postpharyngeum Witenberg 1923, s.-g. [avec *C. obscurum* (Leidy 1887)].

Cycloprimum Witenberg 1923 [avec *C. exile* (Stossich 1902)].

? *Haematoprimum* Witenberg 1923 [avec *H. fasciatum* (Stossich 1902)]².

Receptocoelum Lal 1939 (p. 130) [nomen nudum].

Szidatiella Yamaguti 1958 [avec *S. vogeli* (Szidat 1932)].

Haematotrephus Stossich 1902 [type: *C. (H.) lanceolatum* (Wedl 1858)].

Corpopyrum Witenberg 1923 [avec *C. kossacki* Witenberg 1923]³.

Uvitellina Witenberg 1923 [avec *U. pseudocotylea* Witenberg 1923].

Wardianum Witenberg 1926 [avec *W. triangularum* (Harrah 1922)].

Harrahium Witenberg 1926 [avec *H. halli* (Harrah 1922)].

¹ KRULL (1940, p. 292) a montré pour «*Typhlocoelum cymbium*» que l'acetabulum se réduit dans la mesure où le Ver croît (chez l'adulte, il n'a plus que 58 à 62 μ de diamètre).

² Cf. p. 91.

³ Avec l'orthographe *Corpopirum* (cf. DOLLFUS, 1948, p. 145).

Hyptiasmus Kossack 1911 [type: *C. (H.) arcuatum* Stossich 1902]¹.
Allopyge S. J. Johnston 1913 [avec *A. antigones* S. J. Johnston 1913].
Prohyptiasmus Witenberg 1923 [avec *P. robustus* (Stossich 1902)].
Transcoelum Witenberg 1923 [avec *T. oculum* (Kossack 1911)].
Stossichium Witenberg 1928 [avec *S. magnum* (S. J. Johnston 1916)].
Morishitium Witenberg 1928 [avec *M. vagum* (Morishita 1924)].
Pseudhyptiasmus Dollfus 1948, s.-g. [avec *P. ominosus* (Kossack 1911)].

Genre OPTHALMOPHAGUS Stossich 1902

[type: *O. singularis* Stossich 1902]

Spaniometra Kossack 1911 [avec *S. variolaris* (Fuhrmann 1904)].
Promptenovum Witenberg 1923 [nomen nudum, avec *P. vanbenedeni*
 Witenberg 1923 (species delineatae)].
Contracoelum Witenberg 1926 [avec *C. skrjabinianum* Witenberg
 1926].
Bothrigaster Dollfus 1948 [nom. nov. pro *Bothriogaster* Fuhrmann
 1904, préemployé, avec *B. variolaris* (Fuhrmann 1904)].
Geowitenbergia Dollfus 1948, s.-g. [avec *G. nasicola* (Witenberg
 1923)].

Genre TYPHLOCOELUM Stossich 1902

[type: *T. cucumerinum* (Rudolphi 1809)]

Tracheophilus Skrjabin 1913 [avec *T. sisowi* Skrjabin 1913].
Typhlultimum Witenberg 1923 [avec *T. sarcidiornicola* (Mégnin
 1890)].
Typhlophilus Lal 1936 [avec *T. shovellus* Lal 1936].

SYNONYMIE DES ESPÈCES

Nous avons procédé à une étude comparative minutieuse de toutes les descriptions et figures publiées, et dans l'incertitude nous avons eu recours à l'examen des matériaux obtenables. Nous résumons nos conclusions au moyen des tableaux I à V.

¹ *Ex* Brandes 1892.

TABLEAU I

Testicules distants l'un de l'autre, sur une ligne constituant la base d'un triangle dont le sommet est occupé par l'ovaire latéral et compris dans la zone intertesticulaire. Anses utérines orientées transversalement,

Espèces et synonymes	Descripteurs	Longueur mm	Pharynx μ
<i>mutabile</i>	CABAL. et FLOR.-BAR. 1952	12,2-13,5	664-747/581-795
»	KOSSACK 1911	12,2-20,7	516-602
»	WITENBERG 1926	16,5	780
»	YAMAGUTI 1939	12,5-15,5	700-900
»	VIGUERAS 1955	8-9	560-640
<i>microstomum</i>	KOSSACK 1911	10,6-17,9	667-710
<i>pseudomicrostomum</i>	HARRAH 1922	13-14,5	778-910/745-844
»	WITENBERG 1926 ¹	14-27,5	700-1040
»	TANG 1941	20,5	788/913
»	LARIOS 1944	18-20	885-1043/1106-1153
<i>paradoxum</i>	DEL PONT 1926	20	très grand
<i>microcotyleum</i>	NOBLE 1933	8,5-21	800-1270
<i>lahillei</i>	LAHILLE 1918	5,6	très grand
<i>japonicum</i>	KURISU 1932	9,5-10,2	600-620/650-700
<i>ovopunctatum</i>	KOSSACK 1911	14,8-19	344-409
»	WITENBERG 1926	?	420/450
? <i>fasciatum</i>	STOSSICH 1902	16	?
<i>vicarium</i>	KOSSACK 1911 ³	10,5-18,5	387-463/291-312
»	ARNSD 1908	10,5-14,4	460/270
<i>orientale</i>	SKRJABIN 1913	14	442/340
<i>straightum</i>	KHAN 1935	25	344/425
<i>turusigi</i>	YAMAGUTI 1939	17	438
<i>obscurum</i>	HARRAH 1922	6-13	115-298/115-264
<i>leidy</i>	HARRAH 1922	16-18	281/231
<i>cuneatum</i>	HARRAH 1922	10,5-12	215-231/150-198
<i>macrorchis</i>	HARRAH 1922	7-15	271/238
<i>exile</i>	STOSSICH 1902	10	petit
<i>problematicum</i>	KOSSACK 1911	16,8-19,1	290-310
»	WITENBERG 1926	22	270
<i>orientale</i> Wit. ⁵	WITENBERG 1926	11,5-25	250-290/210-280
» var. <i>eurhinus</i>	TUBANGUI 1932	14,2-21,2	? /260-290
<i>obliquum</i>	HARRAH 1921	10	230
<i>makii</i>	YAMAGUTI 1933	11,2	200
<i>capellum</i>	KHAN 1935	17-25	275
<i>allahabadi</i>	KHAN 1935	17	280
<i>indicum</i>	KHAN 1935	20-27	280
<i>erythropis</i>	KHAN 1935	7,5-17	150-250
<i>mehrii</i>	KHAN 1935	18-28	270
<i>lobatum</i>	KHAN 1935	13	270
<i>mutabile</i> Bych.-Pawl. ⁶	BYCH.-PAWL. 1953	?	petit
<i>toratsugumi</i>	MORISHITA 1924	11-14	210-270/230-250

¹ L'espèce est décrite sous le nom de *Cyclocoelum gotiath* en 1923.

² Observations et description très insuffisantes.

³ Dans sa description, Kossack inclut les exemplaires de la Collection de Munich (« *Monostoma mutabile* cav. thor. *Numenii arquat.* München 4.72. v. WILLEMES-S. ») que Stossich (1902, p. 16) attribuait à *Cyclocoelum ovopunctatum*.

Sous-genre *Cyclocoelum*

entièrement comprises entre les branches de l'intestin, en tout cas ne dépassant pas leur bord externe. Vitellogènes non confluent postérieurement (sauf chez *C. (C.) phasidi*).

Œufs μ	Pore génital	Distribution géographique	Hôtes
99-116/49-58 112/61 120/72 105-132/63-72 96/64 107/59 102/51-66 106-110/57-77	prosthé- prosthé- prosthé- prosthé- prosthé- prosthé- prosthé-	Mexique Europe Russie Japon Cuba Allemagne Etats-Unis Turkestan et Russie du Sud Fou-Kien Mexique Buenos-Aires	<i>Jacana spinosa gymnostoma</i> <i>RALLOIDEA</i> (<i>Fulica</i> et <i>Gallinula</i>) [cf. p. 119-121, et exceptions]
100-110/60-80 105-111/63-68 (160/80 mm) ! ² 100/64 110/66 110-115/68-72	prosthé- prosthé- milieu du pharynx ! ² prosthé- milieu du pharynx ! ² prosthé-	Californie Delta du Paraná Japon	<i>Gallinula c. galeata</i> (parasite très fréquent) <i>Fulica a. americana</i> (env. 10%) <i>Fulica armillata</i> <i>Gallus gallus</i>
125/65 135/67 ? 125/65 102/68 148-151/78-81 116-136/60-68 130-175/78-93	« ventral vom Pharynx » opistho- opistho- ? opistho- opistho- opistho- opistho- « level with pharynx »	Europe Russie Mus. de Florence Munich Labrador Turkestan russe Inde Japon	<i>Numenius arquata</i> <i>Erolia maritima</i> <i>Tringa glareola</i> <i>Tringa nebularia</i> <i>Tringa erythropus</i>
138-162/70-94 ⁴ 117/66 115-122/66 122-153/56-66 ? 135/80 154/77 144-168/77-101 116-139/77-79 122-127/61-66 100-112/62-69 120-130/64-68 118-119/80 120/68 100/80 115-120/58-68 119/68 ? 130-140/78-82	méso- à opistho- méso- « anterior to pharynx » ? « to the anterior end of the pharynx » ? méso- « ventral vom Pharynx » ? méso- « ventral to pharynx » opistho- opistho- opistho- opistho- opistho- opistho- méso- méso- méso- méso-	Etats-Unis Etats-Unis Etats-Unis ? Etats-Unis ? Coll. PARONA Egypte Turkestan russe Turkestan russe Philippines Siam Japon Inde Inde Inde Inde Inde Inde Sibérie occid. Japon	} <i>CHARADRII</i> (<i>Scolopaciidae</i> presque exclusivement) [cf. p. 122-124, et exceptions] <i>Oreocincla</i> [Passériformes]

⁴ Nos mesures sur le matériel original.
⁵ Non Skrjabin 1913.
⁶ Non Zeder 1800 (cf. BYCHOWSKAJA-PAWLOWSKAJA 1953, fig. 22).

Testicules contigus ou très rapprochés; ovaire latéral, prétesticulaire

Espèces et synonymes	Descripteurs	Longueur mm	Pharynx μ	Oufs μ
<i>gendrei</i>	nov. spec.	5,5-6,4	350-370/345-360	125-146/73-83
<i>lanceolatum</i>	WEDL 1858	8-12	grand	216/— ^o
»	Coll. E. ANDRÉ	9,8-11	250/270-320	—* ^o
»	Coll. Neuchâtel ¹	8-9,1	300-330/260-370	177-220/75-105* ^o
<i>similis</i>	STOSSICH 1902	8	« molto grande »	« grandi »
»	KOSSACK 1911	7,5-12,2	258-291	202/83 ^o
<i>magniembrina</i>	WITENBERG 1926	15	330-390	—* ^o
<i>pseudocotylea</i>	WITENBERG 1926	6,5-12	262-331	—* ^o
»	YAMAGUTI 1939	8-8,2	260	140-150/54-60 ^o
<i>keri</i>	YAMAGUTI 1933	7,3-13,8	260-300/300-340	175-188/75-100* ^o
<i>tageri</i>	YAMAGUTI 1933	20,4	420/500	175-187/70-87* ^o
<i>dollfusi</i>	TSENG 1930	14	483	230-253/92-115* ^o
<i>adelpus</i>	JOHNSTON 1916	8-14,8	350/310	187-241/107 ^o
»	BYCH.-PAWL. 1953	env. 16	env. 450 (fig. 29)	?
<i>macroisophaga</i>	HANN. et WILS. 1934	6-9	228-271/143-171	128-143/43-57*
<i>titiri</i>	CHATTERJI 1958	6-7,9	315-330/300-375	120-150/45-60 ^o
<i>tringae</i>	KOSSACK 1911	5,8	165/138	125/65
»	BYCH.-PAWL. 1953	4	env. 200/180 (fig. 25)	?
<i>capellae</i>	YAMAGUTI 1933	9,5	200/240	125-131/69-75
<i>taxorchis</i>	JOHNSTON 1916	8-14	250/192	117-139/59
<i>wilsoni</i>	HARRAH 1922	12	298/269	150/76
<i>triangularum</i>	HARRAH 1922	8	248/215	132/75
<i>phaneropsolum</i>	STOSSICH 1902	9	grand	grands
<i>longisacculatum</i>	YAMAGUTI 1933	13,1	330/350	129-135/81-90
»	YAMAGUTI 1939	11,5-18,3	320-380/350-400	130-192/74-104
<i>brasilianum</i>	STOSSICH 1902	13	?	?
»	KOSSACK 1911	12-13	194-226	165/85
<i>halli</i>	HARRAH 1922	11-14	275-290/260-265 ²	160-180/80-85 ²
<i>nittanyense</i>	ZELIFF 1946	10-11	240/220	105-150/75-90
<i>kossacki</i>	WITENBERG 1926	10-12	205-251	120-130/67-72
<i>nebularium</i>	KHAN 1935	10-13	250-350/200-250	120/87
« lanceolatus »	STOSSICH 1902	13	petit	?
»	BYCH.-PAWL. 1953	9,3	env. 200 (fig. 28)	?
<i>jaenschii</i>	JOHNST. et SIMPS. 1940	7-9	500	195/94

¹ Matériaux attribués à *Cyclocoelum obscurum* (Leidy) par HOUDEMER (1938, p. 68).² D'après nos mesures sur les spécimens de la collection H. B. WARD n° 2190. Pour les œufs, HARRAH indique: 161/99 μ .³ « Ventral vom Vorderrand des Pharynx. » Nous avons vérifié cette localisation sur plusieurs exemplaires du Musée de Vienne (Flacon 33 [Inv. n° 4503], n° 522).

Sous-genre *Haematotrophus*

ou au niveau du bord antérieur du premier testicule.

Pore génital	Anses utérines	Vitellogènes	Distribution géographique	Hôtes
prosthé-	<i>transversales</i> (les dernières un peu infléchies et enveloppant l'ovaire), empiétant plus ou moins sur les branches de l'intestin, atteignant souvent leur bord externe et l'outrepassant quelquefois	marginaux, confluents ou non postérieurement	Afrique occid.	<i>Jacaniidae</i> (<i>Arctophilornis</i>)
? opistho- opistho- opistho- opistho- opistho- opistho- opistho- opistho- opistho- opistho-	débordant les branches de l'intestin et les vitellogènes, dès le tiers antérieur de la longueur du corps, pour envahir les champs extracaecaux, et s'infléchissant de plus en plus vers l'arrière, avec tendance à se disposer <i>en chevrons</i> , les dernières, de chaque côté, enveloppant plus ou moins complètement les gonades	latéraux, confluents postérieurement	Mus. de Vienne Genève Tonkin Egypte Egypte Turkestan russe Turkestan russe Japon Japon Japon Chine Australie Sibérie occid. Californie Inde	<i>Recurvirostridae</i> et <i>Charadriidae</i> (moins souvent <i>Scolopacidae</i> [cf. p. 125-126 et addendum p. 147])
méso- opistho- opistho- opistho- méso- opistho-	disposées en chevrons et contenues entre les branches de l'intestin	marginaux, non confluents postérieurement	Sinaï Sibérie occid. Formose Australie Etats-Unis Etats-Unis	<i>Scolopacidae</i> [cf. p.126-127]
opistho- opistho- ?	régulièrement disposées transversalement ou légèrement infléchies, atteignant ou débordant les branches de l'intestin	marginaux, non confluents postérieurement	Japon Japon Japon	<i>Scolopacidae</i> (<i>Tringa</i>)
opistho- prosthé- ³ méso- opistho-	débordant les branches de l'intestin, transversales dans l'ensemble, pouvant s'infléchir en circonflexe dans la seconde moitié du corps, les dernières n'enveloppant pas les testicules	marginaux, non confluents postérieurement, mais rapprochés	Brésil Brésil Etats-Unis Etats-Unis	<i>Scolopacidae</i> (<i>Tringa</i>)
méso- opistho- opistho- opistho-	pouvant déborder les branches de l'intestin, infléchies dans l'ensemble et même retombantes, à disposition assez irrégulière en circonvolutions, avec boucles descendantes, enveloppant plus ou moins les gonades	marginaux, non confluents postérieurement, mais rapprochés	Don Inde Italie Sibérie occid.	<i>Scolopacidae</i> (<i>Tringa</i> et <i>Erolia</i>) moins souvent <i>Recurvirostridae</i> [cf. p. 128]
péran— ⁴	infléchies dans la seconde moitié du corps, pouvant déborder les branches de l'intestin et envelopper plus ou moins les gonades	marginaux, non confluents postérieurement	Australie	Colymbiformes PODICIPEDES

⁴ Au niveau de la moitié postérieure de l'œsophage.

* Miracidia libres, au moins dans la partie distale de l'utérus.

° Œufs à coque très mince et fragile.

TABLEAU III

Ovaire intertesticulaire, exactement ou presque exactement (*) sur

Espèces et synonymes	Descripteurs	Longueur mm	Pharynx μ	Œufs μ	Intestin
<i>arcuatum</i> » <i>laevigatus</i> <i>tumidus</i> <i>coelonorius</i> <i>theodori</i>	KOSSACK 1911 YAMAGUTI 1934 KOSSACK 1911 KOSSACK 1911 WITENBERG 1926 WITENBERG 1928	7,5-14 ¹ 9,3-9,7 11,4-15,2 17,9-19,8 11-18 14	538-651 630-660 592-624 484-603 590-740 500	118/52 93-123/51-81 115/55 118/59 110-134/48-57 100-155/? -92	non sinueux (ou légèrement)
<i>robustum</i> * »	STOSSICH 1902 BYCH.-PAWL. 1953	21/6 21/7	grand env. 730 (fig. 26)	? ?	non sinueux (ou légèrement)
<i>magnum</i>	JOHNSTON 1916	19	350	75-112/40-59	non sinueux
<i>oculeum</i> » <i>sigillum</i> <i>brumpli</i>	KOSSACK 1911 BYCH.-PAWL. 1953 WITENBERG 1923 DOLLFUS 1948	11,2-12,8 11,2-13,2 ² 6,2 4,1 (juv.)	334 ? 290 (196/180)	108/47 ? ? ?	non sinueux
<i>magniproles</i> »	WITENBERG 1928 DOLLFUS 1948	8 6,7 ³	? env. 370/290	180-200 ?	non sinueux (ou légèrement)
<i>skrijabini</i>	SHAKHTAKHT. 1951	14,5-20,1	460-490/410-450	119-124/55-66	légèrement sinueux
<i>antigones</i>	JOHNSTON 1913	20	410/250	94/55	sinueux
<i>ominosum</i> » <i>sp. Kossack</i> <i>undulatus</i>	KOSSACK 1911 DUBOIS 1930 KOSSACK 1911 CANAVAN 1934	10,7-16,2 10-16 13,8-16,2 11-11,5	204-234/162-205 200-270/210-250 271/206 ?	? 65-80/40-48 ? ?	sinueux
<i>elongatum</i> * » * » * <i>sharadi</i> * <i>dollfusi</i> (*) <i>dumetellae</i> * <i>bivesiculatum</i> * <i>sinhaladripa</i> (?)	HARRAH 1921 HOUEMÉR 1938 ⁴ TANG 1941 BHALERAO 1935 TIM.-DAVID 1951 et 1953 ZELIFF 1943 PRUDHOE 1944 FERNANDO 1950	12-16,5 10,2-11,8 17-19 10,5-11 15-20 8,5 8-13,2 7,5-8,7	215-280 265-275/255-270 348-390/390-415 425/380 ⁵ 250-280 270-300/220-270 240-300 310	112-117/51-66 110-120/60-68 106-116/54-72 123-140/60-81 120-127/60-72 120/60 110-127/57-65 119/68	non sinueux
<i>vagum</i> <i>distomatium</i>	MORISHITA 1924 MORISHITA 1924	9-10 5,5-8	290 180/107-130	67-77/37-43 50-60/30-40	non sinueux

* Ovaire légèrement dévié de la ligne joignant les centres des testicules.

¹ STOSSICH (1902) indique 14-20 mm.² D'après BYCHOWSKAJA-PAWLOWSKAJA (1953, fig. 27).³ D'après DOLLFUS (1948, fig. 2).⁴ Coll. Institut de Zoologie, Université de Neuchâtel.⁵ D'après KOSSACK (1911, pp. 540-541).

Sous-genre *Hyptiasmus*

la ligne joignant les centres des testicules.

Pore génital	Anses utérines	Vitellogènes	Distribution géographique	Hôtes
prosthé-	débordant l'intestin et les vitellogènes, les dernières s'infléchissant pour envelopper plus ou moins l'ovaire et le testicule postérieur	enveloppant de leurs ramifications les branches de l'intestin, confluent postérieurement	Allemagne Japon Allemagne Don Palestine	<i>ANSERES</i>
prosthé-	<i>id.</i>	bordant extérieurement les branches de l'intestin ou les recouvrant en partie, non confluent postérieurement	Mus. de Turin Sibérie occid.	<i>ANSERES</i>
prosthé-	<i>id.</i>	longeant le bord externe de l'intestin, non confluent postérieurement	Australie	<i>ANSERES</i> (<i>Chenopis atrata</i>)
prosthé-	<i>id.</i>	semis de gros follicules sur les branches de l'intestin, confluent postérieurement ²	Allemagne Sibérie occid. Don France	<i>RALLOIDEA</i>
prosthé-	<i>id.</i>	longeant le bord externe de l'intestin, confluent postérieurement	Palestine Maroc	<i>Himantopus himantopus</i>
péran-	<i>id.</i>	longeant le bord externe des branches de l'intestin et les recouvrant complètement, confluent postérieurement	Caucase oriental	<i>GRUES</i> (<i>Grus grus</i>)
péran-	débordant l'intestin en avant des gonades	longeant le bord externe des branches de l'intestin, confluent postérieurement	Queensland	<i>GRUES</i> (<i>Grus rubicunda</i>)
péran-	étroitement confinées dans le champ intercaecal	suivant les branches de l'intestin, confluent postérieurement ⁵	Allemagne ⁶ Neuchâtel Allemagne ⁷ Zoo Philadelphie	<i>GRUES</i> (<i>Grus grus</i>) [cf. p. 131]
opi-tho-	étroitement confinées dans le champ intercaecal	marginaux ou submarginaux, en dehors des branches de l'intestin, non confluent postérieurement	Chine Tonkin Fou-kien Inde France Etats-Unis Ceylan Ceylan	<i>Cyanopica</i> <i>Myophonus</i> <i>Urocissa</i> <i>Urocissa</i> <i>Pica</i> <i>Dumetella</i> <i>PICI</i> <i>GALLI</i>
péran-	confinées dans le champ intercaecal	marginaux, en dehors des branches de l'intestin, non confluent postérieurement	Japon Japon	<i>Phasianidae</i>

⁶ Musée de Berlin (n° 2956) et de Greifswald.

⁷ Musée de Königsberg.

⁸ Mesures prises sur quatre exemplaires recueillis par HOUEMER, en 1932, et conservés à l'Institut de Zoologie de l'Université de Neuchâtel. (Les dimensions indiquées par cet auteur (1938, p. 68) sont celles de HARRAH (1921) ou des moyennes approximatives.)

⁹ Voir note 4, p. 105.

TABLEAU IV
Ovaire postérieur

Espèces et synonymes	Descripteurs	Longueur mm	Pharynx μ	Œufs μ
<i>singularis</i> <i>nasicola</i>	KOSSACK 1911 WITENBERG 1926	5,3-5,6 10	323-344 310	93/42 125/62
»	YAMAGUTI 1939	5-9	210-360/200-350	114-138/60-72
<i>charadrii</i>	YAMAGUTI 1934	4,8-7,5	250-350	96-105/50-63
<i>massinoi</i>	WITENBERG 1926	6-7	?	99-110/62
<i>magalhãesi</i>	TRAVASSOS 1921	15-25,5	870 ¹	219/103
? <i>plectropteri</i>	DUBOIS 1930	16 ²	540/420 (en coupes !)	105-125/41-45 (en coupes !)
<i>oculobius</i>	COHN 1902	8,5-10,5	250	100/50
<i>variolaris</i>	FUHRMANN 1904	5 (juv.)	140/90	—
»	VIGUERAS 1955	6-7	200-220/120-130	83-120/40-53
<i>skrjabinianus</i>	WITENBERG 1926	15,1	280	110-124/66-69 (95 ?)

¹ D'après DOLLFUS (1948, fig. 4): environ 1000 μ (950/1090 μ) pour un exemplaire long de 19 mm.

Genre *Ophthalmophagus*

aux testicules.

Pore génital	Testicules	Distribution géographique	Hôtes	Habitat
péribuccal derrière la bouche à mi-distance entre bouche et pharynx « a little behind the mouth » —	situés obliquement dans la seconde moitié du corps	? Don	<i>Porzana pusilla</i> <i>Rallus aquaticus</i>	orbite fosses nasales
		Japon	<i>Charadrius dubius</i> <i>curonicus</i>	cavité infra-orbitaire
		Japon	<i>Charadrius alexan-</i> <i>drinus dealbatus</i>	fosses nasales
		Turkestan russe	« Wilde Ente »	cavité du corps
un peu en arrière de la bouche devant le pharynx	situés obliquement dans la se- conde moitié du corps	Brésil	<i>Cairina moschata</i>	fosses nasales et cavité infra-orbitaire
		Afrique du Sud	<i>Plectropterus gam-</i> <i>bensis</i>	intestin
au niveau du pharynx	situés obliquement dans la pre- mière moitié du corps	?	<i>Squatarola squatarola</i>	œil
derrière le pharynx au-devant de la bifurcation intestinale	l'un équato- rial ou pré- équatorial, l'autre post- équatorial	Amérique du Sud	<i>Rostrhamus sociabilis</i>	intestin
		Cuba	<i>Rostrhamus s. levis</i>	fosses et sinus nasaux
derrière le pharynx	pré- équatoriaux, l'un à côté de l'autre	Arménie	<i>Plegadis falcinellus</i>	fosses nasales

2 Il s'agit probablement d'exemplaires jeunes: ils ont été recueillis dans l'intestin.

Bord interne de l'intestin pourvu

Espèces et synonymes	Descripteurs	Longueur/largeur mm	Pharynx μ	Œufs μ
<i>cucumerinum</i>	KOSSACK 1911	6-11/2-3,4	192-247	156/85
»	WITENBERG 1926	6-12,5/2-4	190-340	135-156/63-85
»	BEZUBIK 1956	10,2-15/3,8-5	250-450/300-420	125-166/70-88
<i>obovale</i>	NEUMANN 1909	12/5	?	154/90
»	TRAVASSOS 1921	9-13/4,5-6	310-520	142-156/85-91
<i>reticulare</i>	JOHNSTON 1913	4,3/1,8	228/163	107/73 « (?) »
<i>sarcidiornicola</i>	JOY. et BAER 1927	12/4,5	env. 300	195/95
<i>americanum</i>	MANT. et WILL. 1928	6/3	232/225	142/82
<i>gambense</i>	DUBOIS 1930	8/3,4	?	120-140/60-85
<i>shovellus</i>	LAL 1936	3,6/1,2	210/190	(20/10) !!!
<i>sisovi</i>	SKRJABIN 1913	6-11,5/3	290/250	122/63
»	WITENBERG 1926	9-11/3,3-4,3	?	144-154/77-81
»	CABALLERO 1939	9-10,5/3,8-4	292-390/273-370	115-135/57-70
»	YAMAG. et MITUN. 1943	8,5-10,3/3,2-4,5	270-280/210-250	120-141/60-78
»	DUBOIS 1951	7,5/3,5	360/300	125-135/67-73
« <i>cymbium</i> » ³	KRULL 1940	?	?	117-142/ ?
»	BEZUBIK 1956	5,5-9/2,2-3,6	300-350/250-300	96-132/50-68
»	STUNKARD 1934	9,5/3,2	350	100-130/65-75

³ Début de maturité (le tube digestif est l'habitat temporaire des métacercaires ingérées).

Genre *Typhlocoelum*

d'une suite de 9 à 13 diverticules.

Pore génital	Testicules	Distribution géographique	Habitat	Hôtes
« ventral vom Pharynx » ? opistho- ?	lobés ? ramifiés ?	Allemagne Russie Pologne Rio de Janeiro Rio de Janeiro	Trachée et bronches Trachée Trachée Trachée, bronches, poumons Trachée	<i>ANSERES</i> (Anatidés)
méso- à opistho-opistho-méso- « ventral to the pharynx » ?	très ramifiés ramifiés ramifiés lobés	Queensland France Etats-Unis Afrique du Sud	Intestin ¹ Trachée Trachée Intestin ²	
opistho-	fortement lobés faiblement ramifiés	Inde	Intestin grêle ¹	
prosthé-	arrondis à ovales	Turkestan russe	Trachée	
prosthé- prosthé- prosthé- prosthé- prosthé-	arrondis arrondis arrondis arrondis subsphériques à subovales	Don Mexique Formose Amérique du Nord Etats-Unis	Trachée Trachée et larynx Trachée Trachée ?	} <i>ANSERES</i> (Anatidés)
prosthé- prosthé-	arrondis arrondis	Pologne New-York	Trachée Fosses nasales	

² Exemple fixé sur un Cestode du genre *Hymenolepis*.

³ Cf. p. 74 et 109.

Caractéristiques des espèces valides et leurs synonymes

Sous-famille **CYCLOCOELINAE**
Stossich 1902

Genre
CYCLOCOELUM Brandes 1892

Sous-genre
Cyclocoelum Witenberg 1928

Cyclocoelum (*Cyclocoelum*)
mutabile (Zeder 1800): jusqu'à
27 mm. Pharynx grand, 500-
1270 μ . Œufs 96-132/51-77 μ .
Pore génital au niveau du bord
antérieur du pharynx ou même
au-devant. Vitellogènes profu-
sément développés, envelop-
pant ventralement et dorsale-
ment les branches de l'intestin,
non confluent postérieure-
ment. Parasite de *Ralloidea*¹
(*Fulica* et *Gallinula*)².

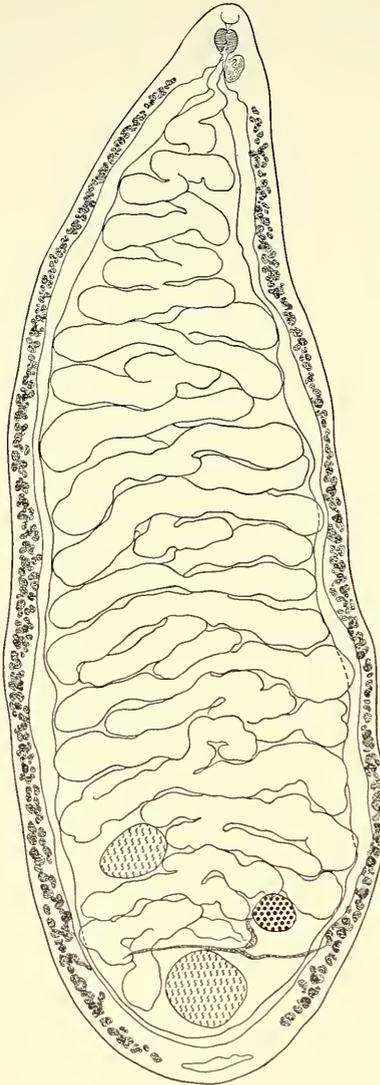


FIG. 1.

Cyclocoelum (*Cyclocoelum*) *obscurum*
(Leidy 1887), de *Capella g. gallinago* (L.)
[Hanoï, 5.XI.1929, HOUEMER leg.].
Longueur 10 mm.

¹ Accidentellement de *Charadrii*
(v.p.121): BYCHOWSKAJA-PAWLOWS-
KAJA (1953, p. 37) indique les pour-
centages suivants pour *C. microsto-*
mum (Crep.) [syn. de *C. mutabile*]:
22,6% chez *Fulica atra* L. et 1%
chez *Vanellus vanellus* (L.).

² L'Institut de Zoologie de l'Uni-
versité de Neuchâtel possède quatre
lots de *Cyclocoelum* (*Cyclocoelum*)
mutabile:

- 1^o Trois exemplaires obtenus de
Gallinula chloropus (L.) [Fez,
1918, Ecole de Alfort];
- 2^o Un exemplaire provenant d'un
sac aérien de *Gallinula chloropus*
(L.) [Genève, Coll. E. ANDRÉ];
- 3^o Neuf exemplaires provenant des
sacs aériens de « *Porphyriola*
martinica » [Vénézuëla, I.1926];
- 4^o Un exemplaire trouvé dans *Fu-*
lica atra L. [Sempach (Suisse),
1958].

Synonymes: *Monostoma mutabile* Zeder 1800, *Monostomum microstomum* Creplin 1829, *Cephalogonimus ovatus* Stossich 1896 non Rudolphi 1803, *Cyclocoelum pseudomicrostomum* Harrah 1922, *C. goliath* Witenberg 1923, *C. paradoxum* de! Pont 1926, *C. japonicum* Kurisu 1932, *C. microcotyleum* Noble 1933, *C. lahillei* Dollfus 1948.

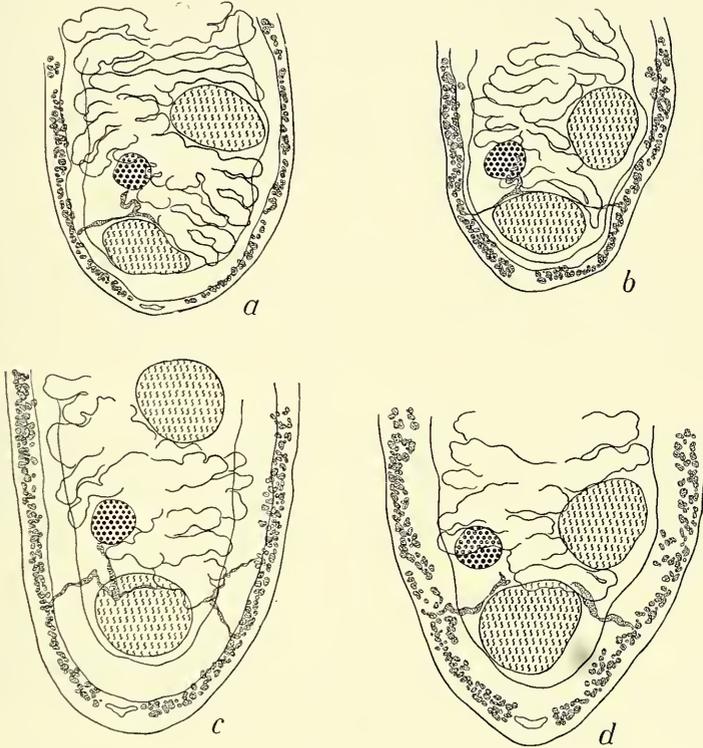


FIG. 2.

Cyclocoelum (Cyclocoelum) obscurum (Leidy 1887).
a et b: matériel original [Army Med. Mus. n° 1035; U.S. Nat. Mus., Helm. Coll. n° 7963].
c et d: de *Catoptrophorus semipalmatus* (Gm.) [= *Symphaemia semipalmata* (Gm.), Lincoln, Neb., Coll. Henry B. WARD n° 08.179].

Cyclocoelum (Cyclocoelum) obscurum (Leidy 1887) [fig. 1-2]: jusqu'à 28 mm. Pharynx petit, 120-300/120-280 ou 150-310 μ . Œufs 100-168/56-94 μ ¹. Pore génital au niveau du milieu ou du

¹ Les œufs de *C. (C.) obscurum* (Leidy) [matériel original (Army Med. Mus. n° 1035) et Coll. H. B. WARD n° 8179] mesurent 138-162/70-94 μ .

bord postérieur du pharynx ¹. Vitellogènes marginaux, paracaecaux, non confluent postérieurement. Parasite de *Charadrii* (*Scolopacidae* presque exclusivement) ².

Synonymes: *Monostomum obscurum* Leidy 1887, *Cyclocoelum* [sp.] Looss 1899 (p. 660, note 3), *Cyclocoelum problematicum* Stossich 1902, *C. exile* Stossich 1902, *C. obliquum* Harrah 1921, *C. leidyi* Harrah 1922, *C. cuneatum* Harrah 1922, *C. macrorchis* Harrah 1922, *C. toratsugumi* Morishita 1924, *C. orientale* Witenberg 1923 ³ non Skrjabin 1913, *C. orientale* var. *eurhinus* Tubanguï 1932, *C. makii* Yamaguti 1933, *C. capellum* Khan 1935, *C. allahabadi* Khan 1935, *C. indicum* Khan 1935, *C. erythropis* Khan 1935, *C. mehrii* Khan 1935 ⁴, *C. lobatum* Khan 1935, *C. mutabile* Bychowskaja-Pawlowskaja 1953 non Zeder 1800.

Remarque. — D'après les matériaux originaux que nous avons examinés [U.S. Nat. Mus., Helm. Coll. n° 7.963 (Army Med. Mus. n° 1.035) et 51.561], *C. obscurum* (Leidy) a le pore génital entre le milieu et le bord postérieur du pharynx, et non pas, comme l'a prétendu DOLLFUS (1948, p. 136, note 1), au niveau de son bord antérieur.

Cyclocoelum (Cyclocoelum) ovopunctatum Stossich 1902: jusqu'à 25 mm. Pharynx moyen, 390-460/270-420 ou 340-440 μ . Œufs 102-175/60-93 μ . Pore génital au niveau du milieu ou du bord postérieur du pharynx. Vitellogènes marginaux, paracaecaux, non confluent postérieurement. Parasite de *Charadrii*.

¹ D'après HARRAH (1922), *C. cuneatum* et *C. macrorchis* auraient le pore génital prosthépharyngien (?), mais les dimensions du pharynx correspondent typiquement à celles de *C. obscurum*.

² Seul, *C. toratsugumi* Morishita 1924 a été recueilli chez un Passériforme, *Oreocincla dauma aurea* (Holandre) (hôte accidentel ?).

Nous attribuons à *Cyclocoelum (Cyclocoelum) obscurum* les trois lots suivants (les deux premiers appartenant à l'Institut de Zoologie de l'Université de Neuchâtel):

¹ Deux exemplaires provenant de l'intestin de *Capella g. gallinago* (L.) [Hanoï, 5.XI.1929, HOUEMER leg.], identifiés comme « *Cyclocoelum mutabile* » [longueur 8 et 10 mm (fig. 1)];

² Trois exemplaires provenant de *Microsarcops cinereus* (Blyth) [Tonkin, 1933], récoltés par E. F. HOUEMER (1938, p. 68) et identifiés comme « *Cyclocoelum obscurum* » (longueur 7,5 mm);

³ Seize exemplaires immatures, provenant de la cavité générale de *Limosa jedoa* (L.) [Imperial beach, San Diego County, Californie, 1955; coll. Dr June MAHON].

³ Décrit en 1923 avec la variété « *Cyclocoelum (Mediopharyngeum) orientale* var. *parvutestium* nov. var. » (p. 35 et pl. III, fig. 14). Cette variété n'est pas maintenue dans le mémoire de 1926.

⁴ Dédiée au professeur H. R. MEHRA, l'espèce aurait dû être nommée *Cyclocoelum mehrai*.

Synonymes: ? *Haematotrephus fasciatus* Stossich 1902, *Monostomum vicarium* Arnsdorff 1908, *Cyclocoelum orientale* Skrjabin 1913, *C. straightum* Khan 1935¹, *C. turusigi* Yamaguti 1939.

Remarque. — KOSSACK (1911, p. 524) considère « *Cyclocoelum fasciatum* (Stoss.) » comme très proche de *C. vicarium* (Arnsd.), sinon identique à lui. *C. fasciatum* (Stoss.) provient de *Numenius arquata*, comme *C. ovopunctatum* Stoss. L'exemplaire représenté par STOSSICH (1902, pl. VI, fig. 21-22, sous le nom de *Haematotrephus fasciatus*, p. 25) offre une particularité qu'on ne retrouve dans aucune des figures dessinées par cet auteur: c'est d'avoir les vitellogènes disposés asymétriquement, sur une ligne très oblique. Cette disposition anormale nous paraît être en relation avec un déplacement du premier testicule, venu au contact du second et refoulant l'utérus, par suite d'une contraction de la région correspondante².

Cyclocoelum (Cyclocoelum) phasidi Stunkard 1929: 12-13 mm. Pharynx 350-450 μ . Œufs 130/64 μ . Pore génital « ventral to the pharynx ». Vitellogènes étroits, encerclant l'intestin (même en avant), formés de petits follicules groupés en épi autour du tronc collecteur non ramifié. Parasite d'un Phasianidé du Congo belge.

Cyclocoelum (Cyclocoelum) vogeli Szidat 1932: 8-10 mm. Pharynx 300/200 μ . Œufs 110/50 μ . Pore génital au niveau du bord postérieur du pharynx. Vitellogènes marginaux, paracaecaux, non confluent postérieurement. Ovaire toujours sur la ligne médiane, devant l'arc intestinal (les trois gonades conservant la disposition fondamentale en triangle). Parasite d'un Phasianidé du Libéria.

Cyclocoelum (Cyclocoelum) theophili Dollfus 1948: 9,6 mm. Pharynx 400/450 μ . Œufs 85-96/52-55 μ . Pore génital au niveau du milieu du pharynx. Vitellogènes empiétant sur l'intestin et ne débutant qu'au sixième de la longueur du corps, non confluent postérieurement. Parasite du Flamant rose.

Sous-genre *Haematotrephus* Stossich 1902

La connaissance insuffisante du type, *Cyclocoelum (Haematotrephus) lanceolatum* (Wedl 1858) [= *Monostoma lanceolatum* Wedl]³,

¹ *Cyclocoelum straightum* a été décrit d'après un seul exemplaire dont la figure 2 de KHAN montre le déplacement accidentel de l'ovaire par quatre boucles utérines en position anormale entre cet organe et le testicule antérieur.

² Nous n'avons pas reçu de réponse du Musée de Florence, auquel nous nous étions adressé dans l'intention de réexaminer le matériel original.

³ Le Musée de Vienne n'est plus en possession du matériel original (lettre du Dr E. KRITSCHER, 2 sept. 1958).

de « *Himantopus rubropterus* », est à l'origine des difficultés rencontrées dans la définition des espèces affines. WEDL (1858, p. 251 et fig. 15) décrit et représente l'utérus débordant l'intestin et dont une anse descendant de chaque côté (« eine eng gedrehte Schlinge beiderseits nach rückwärts ») enveloppe les glandes génitales. Les œufs, exceptionnellement grands (216 μ de longueur), visibles à l'œil nu et contenant un embryon binoculé, ont une forme de haricot (fig. 16) et une coque mince et très fragile. Le pharynx est grand (« dickfleischig »).

Ces caractères se retrouvent dans l'*Haematotrephus similis* Stossich 1902, provenant d'un « *Himantopus atropterus* » d'Égypte, redécrit d'après le matériel original (Coll. de Berlin n° 2.486) par KOSSACK (1911)¹. STOSSICH (1902, p. 24) indique: « Ventosa (= pharynx) molto grande... L'utero largo e sviluppatissimo, scavalca l'intestino e forma due grandi anse longitudinali fiancheggianti i testicoli ed estese quasi fino all'estremo posteriore del corpo. Uova grandi, ellittiche allungate, con la doppia macchia oculare fortemente marcata ». KOSSACK (1911, p. 527) précise: « Die Uterusschlingen sind dünn. Sie treten über die Darmschenkel und die Dotterstöcke hinüber, biegen am Seitenrande des Körpers nach hinten um und zeigen überhaupt eine schräg nach hinten gerichtete Tendenz. Die hintersten, den Geschlechtsdrüsen am nächsten liegenden Windungen umgreifen diese bogenförmig. Sehr charakteristisch sind die Eier, sowohl durch ihre Form als auch durch ihren Inhalt und ihre Grösse. Sie sind ausserordentlich dünnchalig, von bohnenförmig gebogener Gestalt, die in ihnen befindlichen, wie bei allen *Cyclocoeliden* den doppelten Augenfleck tragenden Miracidien sind auffallend dunkel gefärbt, ihre Grösse beträgt 0, 202: 0,083 mm ».

WEDL ne dessine pas les vitellogènes, mais indique qu'ils sont « ganz knapp gegen die Seitenränder des Thieres gerückt » (?). STOSSICH (*loc. cit.*) les situe « all'esterno dell'intestino e in parte sopra questo, confluiscono posteriormente..., costituiti da acini cilindrici et molto ramificati » (?). D'après KOSSACK (fig. 8), les vitellogènes de *Haematotrephus similis* Stossich (matériel original) sont assez grêles, discrètement visibles, constitués de petits follicules

¹ KOSSACK (*loc. cit.*) attribue à la même espèce une série d'exemplaires incomplètement développés (Coll. de Berlin n° 2309, *Distoma* H. u. E.).

granuliformes longeant le bord externe de l'intestin ou s'en écartant un peu, et confluent postérieurement.

Une autre difficulté provient d'une confusion: STOSSICH (1902, p. 23, pl. V, fig. 17-18) décrivait sous le nom de « *Haematotrephus lanceolatus* (Wedl) » un parasite de « *Himantopus melanopterus* » dont il reçut quatre exemplaires du Dr C. PARONA; l'illustration montre bien qu'il s'agit d'une espèce différente de celle de WEDL, bien que la disposition de l'utérus soit à peu près la même. Elle est caractérisée par un pharynx nettement plus petit, un champ intercaecal plus large et des vitellogènes plus compacts (à follicules grossiers) et non confluent postérieurement. En la comparant à *H. similis* Stoss., KOSSACK (1911, p. 528) avait déjà émis l'opinion que « das WEDL'sche *Monostomum lanceolatum* dieser Art näher steht als der von STOSSICH unter diesem Namen beschriebenen Form ».

De fait, si l'on fait appel à des données plus récentes et que l'on considère les formes affines, parasites de *Charadrii*, rapportées par les auteurs à la tribu des *Haematotrephea* ou à la sous-famille des *Haematotrepheinae* et caractérisées par des anses utérines débordant l'intestin et infléchies en direction postéro-externe, on constate l'existence de deux espèces valables:

l'une (attribuable au *Monostoma lanceolatum* Wedl [syn. *Haematotrephus similis* Stossich 1902, p. 24, pl. V, fig. 19-20]), dont les vitellogènes, confluent postérieurement, sont constitués de petits follicules disposés latéralement le long du bord externe de l'intestin et dont les œufs sont grands, à coque très mince et fragile, favorisant la libération des miracidia dans l'utérus;

l'autre (dont le type est *Corpopyrum kossacki* Witenberg 1923 [syn. *Haematotrephus lanceolatus* Stossich 1902, p. 23-24, pl. V, fig. 17-18, non Wedl 1858]), à vitellogènes marginaux et plus denses, non confluent postérieurement, constitués de follicules plus apparents; les œufs ont une coque assez épaisse et n'éclosent pas dans l'utérus.

Le pharynx de la première espèce est plus grand que celui de la seconde (voir diagnoses, p. 96 et 101)¹.

¹ Les figures 28 et 29 de BYCHOWSKAJA-PAWLOWSKAJA (1953, p. 43) montrent bien les caractères morphologiques qui opposent les deux espèces (l'*Haematotrephus lanceolatus* de la figure 28 correspond à *C. (H.) kossacki* (Witenberg), et l'*Uvitellina adelpha* de la figure 29, à *C. (H.) lanceolatum* (Wedl)).

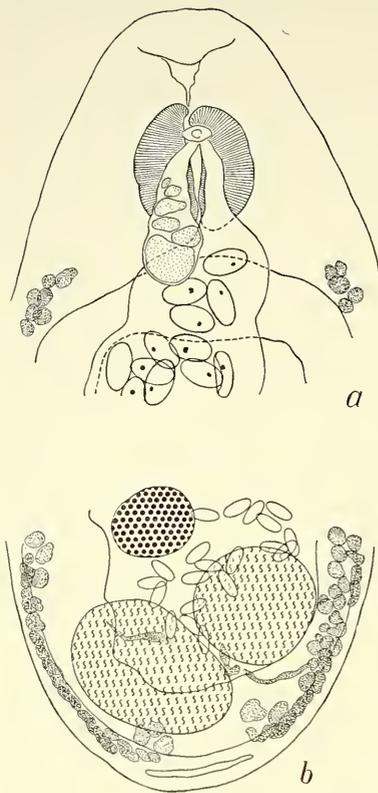


FIG. 3.

Cyclocoelum (Haematotrepus) gendrei n. sp., de *Arctophilornis africana* (Gm.) [Labé (Guinée française), E. GENDRE leg.], Paratype: a) vue ventrale de l'extrémité antérieure; b) vue dorsale de l'extrémité postérieure.

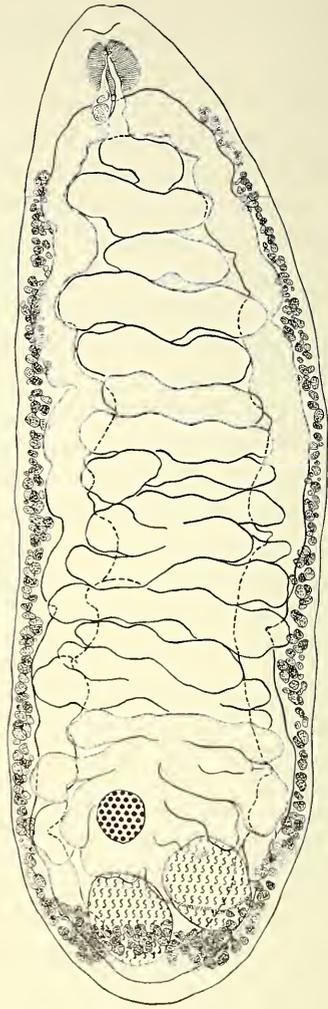


FIG. 4.

Cyclocoelum (Haematotrepus) gendrei n. sp., de *Arctophilornis africana* (Gm.) [Labé (Guinée française), E. GENDRE leg.]. Longueur 6,4 mm (vue dorsale).

Parmi les espèces du sous-genre *Haematotrepus* Stossich, une seule a le pore génital prosthépharyngien: *Cyclocoelum (Haematotrepus) gendrei* n. sp., trouvée en Afrique occidentale dans les sacs aériens de *Arctophilornis africana* (Gm.) [= *Metopidius africa-*

nus (Gm.)] par le Dr E. GENDRE et mentionnée par JOYEUX et BAER (1927, pp. 416, 417, fig. 4) sous le nom de « *Cyclocoelum obscurum* (Leidy, 1887) ». L'examen du matériel original (trois exemplaires) permet de la considérer comme nouvelle.

Cyclocoelum (Haematotrepheus) gendrei n. sp. [fig. 3-4]: jusqu'à 6,4 mm. Pharynx 350-370/345-360 μ . Œufs 125-148/73-83 μ ¹. Pore génital à peine en arrière du bord antérieur du pharynx. Vitellogènes marginaux, confluent ou non postérieurement². Anses utérines transversales (les dernières un peu infléchies et enveloppant l'ovaire), empiétant plus ou moins sur les branches de l'intestin, atteignant souvent leur bord externe et l'outrepassant quelquefois³. Parasite de *Charadrii*: *Jacaniidae (Arctophilornis africana)* (Gm.). Afrique occidentale.

Synonyme: *Cyclocoelum obscurum* Joyeux et Baer 1927 non Leidy 1887.

Quant aux formes à pore génital opistho- (ou méso-) pharyngien, elles se répartissent en deux groupes:

1° Celles qui correspondent à *Cyclocoelum (Haematotrepheus) lanceolatum* (Wedl 1858) [type du sous-genre];

2° Les autres constituent cinq espèces: *Cyclocoelum (Haematotrepheus) tringae* Stossich 1902, *C. (H.) phaneropsolum* Stossich 1902, *C. (H.) brasilianum* Stossich 1902, *C. (H.) kossacki* (Witenberg 1923) et *C. (H.) jaenschi* T. H. Johnston et Simpson 1940.

PREMIER GROUPE: Champ intercaecal assez étroit (un tiers à trois cinquièmes de la largeur du corps). Vitellogènes l a t é r a u x (longeant le bord externe des branches de l'intestin ou leur face ventrale, de sorte que les anses utérines les outrepassent pour envahir les champs extra-caecaux), f a i b l e m e n t d é v e l o p p é s (à follicules petits ou même très petits), c o n f l u e n t s p o s t é r i e u r e m e n t . Utérus contenant des miracidia libres, au moins dans sa partie distale.

¹ Dimensions prises dans la partie distale de l'utérus (près du pore génital). Nous n'avons pas retrouvé les mesures indiquées par JOYEUX et BAER (1927, p. 421): 160/80 μ au milieu de l'utérus et 180/90 μ près du pore. Les œufs contiennent un miracidium à deux taches oculaires fusionnées.

² Sur deux exemplaires, ils sont séparés postérieurement.

³ Glandes génitales: ovaire 310-340/270-310 μ ; testicules 520-670/480-560 μ , contigus ou très rapprochés.

Cyclocoelum (Haematotrephus) lanceolatum (Wedl 1858): jusqu'à 20 mm. Pharynx 140-420/230-500 ou 260-480 μ . Œufs 120-253/43-115 μ , à coque très mince et fragile (miracidia libres). Pore génital au niveau du bord postérieur du pharynx. Vitellogènes (voir ci-dessus). Anses utérines grêles, débordant les branches de l'intestin dès le tiers antérieur de la longueur du corps et s'infléchissant de plus en plus vers l'arrière, avec tendance à se disposer en chevrons, les dernières, de chaque côté, enveloppant plus ou moins complètement les gonades, en suivant l'arc intestinal. Parasite de *Charadrii*: *Recurvirostridae (Himantopus)* et *Charadriidae (Charadrius, Vanellus, Lobivanellus, Hoplopterus, Microsarcops)*, moins souvent de *Scolopacidae*¹.

Synonymes: *Monostoma lanceolatum* Wedl 1858, *Haematotrephus similis* Stossich 1902², ? *Haematotrephus consimilis* Nicoll 1914³, *Haematotrephus adelphus* S. J. Johnston 1916, *Uvitellina pseudocotylea* Witenberg 1923, *U. magniembria* Witenberg 1923, *Cyclocoelum (Uvitellina) dollfusi* Tseng 1930, *Uvitellina kerii* Yamaguti 1933, *U. tageri* Yamaguti 1933, *U. macroisophaga* Hannun et Wilson 1934, *Cyclocoelum titiri* Chatterji 1958, *Haematotrephus (H.) lobivanelli* Gupta 1958⁴.

Remarque. — DOLLFUS (1948, p. 146, fig. 3, 147) a dessiné et cité sous le nom de *Haematotrephus (Uvitellina) vanelli* (Rudolphi 1819) un Cyclocoelien du Vanneau (identique à *U. tageri* Yamaguti 1933), qu'il rapporte au « *Monostoma vanelli* » que RUDOLPHI (1819, p. 87, 350) place parmi les « Species dubiae ». Rien ne permet de savoir s'il s'agit effectivement de cette espèce douteuse, puisque d'après BYCHOWSKAJA-PAWLOWSKAJA (1953, p. 36 et 40) le Vanneau héberge aussi, mais accidentellement, *Cyclocoelum (Cyclocoelum) obscurum* (décrit sous le nom de *C. mutabile* par cet auteur, cf. fig. 22) [2,9%] et *C. (Haematotrephus) tringae* [1%].

¹ Pour l'un des synonymes, *C. (H.) adelphus* S. J. Johnston, BYCHOWSKAJA-PAWLOWSKAJA (1953, p. 42) indique cependant: *Vanellus vanellus* (L.) [1%] et *Philomachus pugnax* (L.) [4%].

Nous attribuons à *Cyclocoelum (Haematotrephus) lanceolatum*:

- ¹⁰ Deux exemplaires de la Collection du Dr E. ANDRÉ (Genève), identifiés par lui comme « *Haematotrephus lanceolatus* (Wedl) » et provenant de l'intestin de « *Himantopus melanopterus* » (mai 1919) [longueur 9,8 et 11 mm];
- ²⁰ Huit exemplaires recueillis au Tonkin (1932) par E. F. HOUEMER (1938, p. 68), deux dans *Capella stenura* (Bonap.), six dans *Charadrius dubius* Scop., et identifiés comme « *Cyclocoelum obscurum* » (Coll. Institut de Zoologie, Université de Neuchâtel).

² Voir p. 92.

³ De *Lobivanellus lobatus* (Lath.), North Queensland. Voir p. 110 (Species inquirendae).

⁴ Voir addendum p. 147.

DEUXIÈME GROUPE: Champ intercaecal large (trois cinquièmes à trois quarts de la largeur du corps). Vitellogènes marginaux (entre les branches de l'intestin et le bord du corps), bien développés, plus ou moins denses (à follicules nombreux et assez grands), non confluent postérieurement. L'éclosion des œufs n'a pas lieu dans l'utérus (pas de miracidia libres).

Cyclocoelum (Haematotrephus) tringae Stossich 1902: jusqu'à 14 mm (généralement 4 à 10 mm). Pharynx 165-298/138-269 μ . Œufs 117-150/59-76 μ , à coque épaisse. Pore génital au niveau du milieu ou du bord postérieur du pharynx. Vitellogènes marginaux, non confluent postérieurement. Anses utérines disposées en chevrons et contenues entre les branches de l'intestin. Parasite de *Charadrii*: *Scolopacidae*. Cosmopolite.

Synonymes: *Monostomum tringae* Brandes 1892 (nom. nud.), *Cyclocoelum taxorchis* S. J. Johnston 1916, *C. wilsoni* Harrah 1922, *C. triangularum* Harrah 1922, *Corpopyrum capellae* Yamaguti 1933.

Cyclocoelum (Haematotrephus) phaneropsolum Stossich 1902: jusqu'à 18,3 mm. Pharynx grand, 320-380/350-400 μ . Œufs 129-192/74-104 μ , à coque épaisse. Pore génital au niveau du bord postérieur du pharynx. Vitellogènes marginaux, non confluent postérieurement. Anses utérines régulièrement disposées transversalement ou légèrement infléchies, atteignant ou débordant les branches de l'intestin. Parasite de *Charadrii*: *Scolopacidae (Tringa)*. Japon.

Synonyme: *Corpopyrum longisacculatum* Yamaguti 1933.

Remarque. — Tandis que KOSSACK (1911, pp. 521-522) croyait à l'identité de *Haematotrephus phaneropsolum* et de « *Cyclocoelum brasilianum* » Stossich, nous justifions la synonymie précédente en reconnaissant que les principales caractéristiques de *H. phaneropsolum*, mentionnées dans la diagnose de STOSSICH (1902, pp. 25-26, pl. VI, fig. 23-24), se retrouvent chez *Corpopyrum longisacculatum* Yamaguti: « ... ventosa (= pharynx) grande e globosa, dalla quale diparte un lungo esofago... La tasca del pene è voluminosa... e sorpassante l'intestino... L'utero molto largo, non sorpassa il livello anteriore dei testicoli, i suoi giri trasversi...; uova grandi di forma ellittica ». YAMAGUTI caractérise l'espèce par son pharynx musculeux (320-380/350-400 μ), « the regular transverse uterine coils and the long cirrus pouch ». Les œufs mesurent 129-192/74-104 μ . Les deux formes proviennent du Japon.

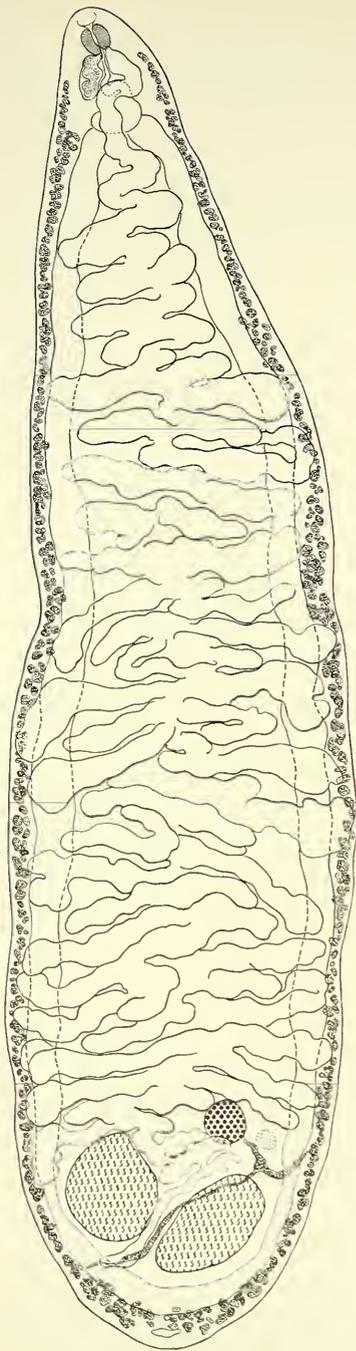


FIG. 5.

« *Cyclocoelum halli* » Harrah 1922 [syn. de *Cyclocoelum* (*Haematotrephus*) *brasilianum* Stossich 1902], de *Tringa melanoleuca* (Gm.) [= *Totanus melanoleucus* (Gm.), Raleigh (?) N.C., Coll. Henry B. Ward n° 21.90]. Longueur 13,2 mm.

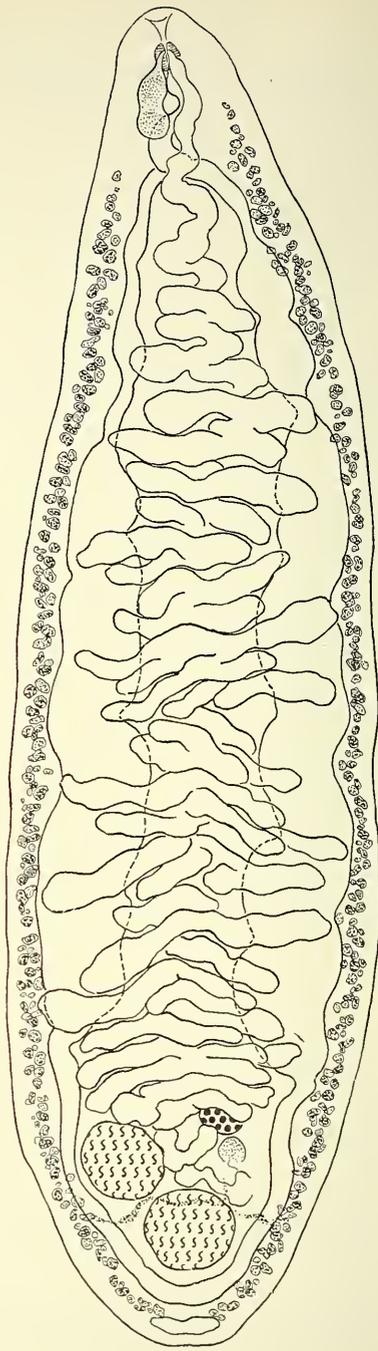


FIG. 6.

Cyclocoelum (*Haematotrephus*) *brasilianum* Stossich 1902 [« *Monostoma mutabile* Z. »], de *Tringa flavipes* (Gm.) [Naturhist. Mus. Wien, Zool. Samml., Inv. n° 4503 (n° 522, fl. 33, Brésil)]. Longueur 9,4 mm. (A tenir compte de la dilatation de l'intestin.)

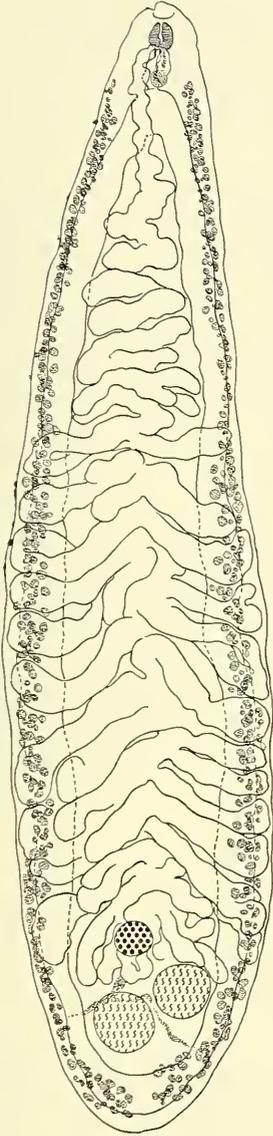


FIG. 7.

«*Cyclocoelum nittanyense*» Zelif 1946 [syn. de *Cyclocoelum (Haematotrepus) brasilianum* Stossich 1902], de *Tringa solitaria* Wils. [Lemont, Pa., U.S. Nat. Mus., Helm. Coll. n° 36917 (paratype)]. Longueur 19,5 mm.

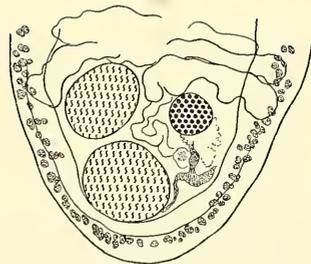


FIG. 8.

«*Cyclocoelum halli*» Harrah 1922 [syn. de *Cyclocoelum (Haematotrepus) brasilianum* Stossich 1902], de *Tringa melanoleuca* (Gm.) [= *Toitanus melanoleucus* (Gm.), Raleigh (?) N.C., Coll. Henry B. WARD n° 21.90].

Cyclocoelum (Haematotrephus) brasilianum Stossich 1902 [fig. 5-9]: jusqu'à 14 mm. Pharynx 195-275 μ^1 . Œufs 105-180/75-99 μ^2 , à coque épaisse. Pore génital au niveau du milieu ou des bords postérieur ou antérieur du pharynx. Vitellogènes marginaux, non

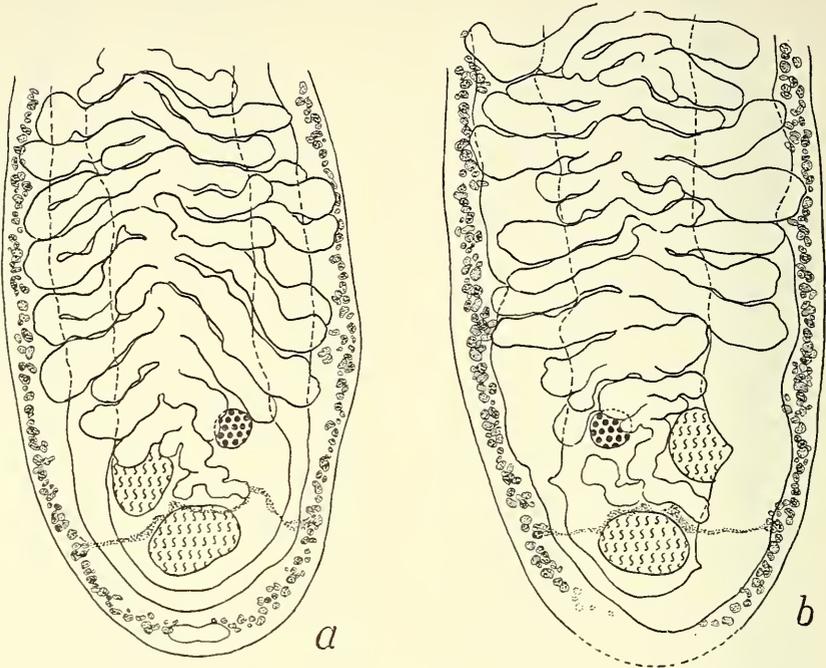


FIG. 9.

Cyclocoelum (Haematotrephus) brasilianum Stossich 1902

[« *Monostoma mutabile* Z. »],

de *Tringa flavipes* (Gm.) [Naturhist. Mus. Wien., Zool. Samml., Inv. n° 4503 (n° 522, fl. 33, Brésil)].

a et b: vue de l'extrémité postérieure. (A tenir compte de la dilatation de l'intestin.)

confluents postérieurement, mais rapprochés. Anses utérines débordant les branches de l'intestin, disposées transversalement, sinon dans l'ensemble, du moins dans la première moitié ou les deux premiers tiers du corps, pouvant s'infléchir au-delà avec disposition

¹ D'après nos mesures sur *C. (H.) halli* [Coll. H. B. WARD n° 2190]: 275-290/260-265 μ .

² D'après nos mesures sur *C. (H.) halli* [même matériel]: 160-180/80-85 μ . Voir tableau II, note 2.

en circonflexes (ou en chevrons), les dernières n'enveloppant pas les testicules (une anse initiale peut s'insinuer entre ceux-ci). Parasite de *Charadrii*: *Scolopacidae* (*Tringa*). Brésil et Etats-Unis.

Synonymes: *Cyclocoelum halli* Harrah 1922, *C. nittanyense* Zelif 1946.

Remarque. — Dans la collection du Musée de Vienne (Flacon n° 33 (Inv. n° 4.503) [Brésil]): « *Monostoma mutabile* Z., *Totani flavipedis*, c. ab. », n° 522) se trouvait le solde des spécimens observés par KOSSACK (1911, p. 520) et attribués par lui à *Cyclocoelum brasilianum*. La disposition des anses utérines, transversales dans la première moitié du corps, plus ou moins infléchies en circonflexe dans la seconde (fig. 6 et 9), permet de considérer *Cyclocoelum nittanyense* Zelif 1946 (fig. 7), trouvé aux Etats-Unis, avec la disposition en chevrons de son utérus dès les deux cinquièmes de la longueur du corps, comme identique à *C. (H.) brasilianum* Stossich.

Cyclocoelum (Haematotrephus) kossacki (Witenberg 1923): jusqu'à 13 mm. Pharynx 250-(350)/200-250¹ ou 205-251 μ . Œufs 120-130/67-87 μ , à coque épaisse. Pore génital au niveau du milieu ou du bord postérieur du pharynx. Vitellogènes marginaux, non confluent postérieurement, mais rapprochés. Anses utérines atteignant le bord externe des branches de l'intestin ou le débordant, infléchies en direction postéro-externe ou retombantes, à disposition assez irrégulière en circonvolutions, plusieurs constituant des boucles descendantes et les dernières enveloppant plus ou moins les gonades. Parasite de *Charadrii*: *Scolopacidae* (*Tringa* et *Erolia*) et *Recurvirostridae* (*Himantopus*). Eurasie.

Synonymes: *Corpopyrum kossacki* Witenberg 1923, *Haematotrephus lanceolatus* Stossich 1902 non Wedl 1858², et Bychowskaja-Pawlowskaja 1953 (fig. 28). *Cyclocoelum nebularium* Khan 1935.

Cyclocoelum (Haematotrephus) jaenschi T. H. Johnston et Simpson 1940: jusqu'à 9 mm. Pharynx 500 μ . Œufs 195/94 μ , à coque épaisse. Pore génital au niveau de la moitié postérieure de l'œsophage. Vitellogènes marginaux, non confluent postérieurement. Anses utérines transversales dans la première moitié du corps, puis s'infléchissant en direction postéro-externe dans la seconde, pouvant atteindre le bord externe des branches de l'intestin ou le

¹ KHAN (1935, p. 347) indique une longueur maximum de 350 μ , qui doit être exceptionnelle.

² Voir p. 93.

déborder et envelopper plus ou moins les gonades. Parasite de Colymbiformes (*Podicipedes*). Australie.

Sous-genre *Hyptiasmus* Kossack 1914

Les nombreuses formes décrites se répartissent en trois groupes:

- 1° Celles dont le pore génital est prosthépharyngien et dont les anses utérines envahissent les champs extra-caecaux;
- 2° Celles dont le pore génital est opistho- ou péranspharyngien et dont les anses utérines envahissent les champs extracaecaux;
- 3° Celles dont le pore génital est opistho- ou péranspharyngien et dont les anses utérines sont confinées dans le champ intercaecal.

PREMIER GROUPE (gen. *Hyptiasmus* auct.):

Cyclocoelum (Hyptiasmus) arcuatum Stossich 1902, ex Brandes 1892: jusqu'à 20 mm (largeur 2-5,5 mm). Pharynx grand, 480-740 μ . Œufs 93-155/48-92 μ , à coque mince (miracidia libres). Pore génital au-devant du pharynx ou au milieu du prépharynx. Vitellogènes enveloppant de leurs ramifications les branches de l'intestin, confluent postérieurement. Anses utérines subtransversales, envahissant plus ou moins les champs extracaecaux, surtout dans la deuxième moitié du corps, où elles s'infléchissent en direction postérieure, les dernières pouvant envelopper l'ovaire et le second testicule ¹. Parasite d'*Anseres* ².

¹ Sous le nom de «*Monostomum mutabile* Zed.», von SIEBOLD (1835, pp. 49-69) donne une excellente description de *Cyclocoelum (Hyptiasmus) arcuatum* Stossich, trouvé plusieurs fois dans les cavités infra-orbitaires de l'Oie domestique (longueur 5 1/2 à 11 lignes). Il observe, entre autres, la situation du pore génital «*nahe hinter der Mundöffnung*» (p. 53), celle du pharynx «*in der Mitte des vordersten Sechstels des Wurmes*» (p. 54), la position du premier testicule «*in der Mitte der hinteren Körperhälfte etwas nach rechts hinausgeschoben*» (pp. 59-60), la disposition très particulière des vitellogènes réticulés («*Ovarien*») autour des branches de l'intestin (pp. 60-61) et celle des anses utérines (pp. 62-63) débordant ces dernières et se développant «*in dichten Reihen von einer Seite des Körpers bis zur anderen hinüber und herüber*», l'éclosion des œufs dans l'utérus (pp. 67-68, 78) et même les rédies issues de miracidia morts (pp. 75-76, pl. I, fig. 7 et 9)!

Von SIEBOLD (pp. 50-51) a trouvé également le vrai «*Monostomum mutabile* Zed.» (longueur 2 à 5 lignes) dans *Gallinula chloropus* (L.) [Heilsberg], *Fulica atra* L. et *Rallus aquaticus* L. (où il recueille les plus petits individus [?]). Il précise (p. 68) que l'éclosion des œufs ne se produit pas dans l'utérus des Vers hébergés par les Poules d'eau et les Foulques.

² L'Institut de Zoologie de l'Université de Neuchâtel possède deux préparations étiquetées «*Cyclocoelide de l'œil de l'Ornithorhynchus*, V 8399»! Il

Synonymes: *Monostomum mutabile* v. Siebold 1835 e. p. non Zeder 1800, *Hyptiasmus laevigatus* Kossack 1911, *H. tumidus* Kossack 1911, *H. coelonodus* Witenberg 1923, *H. theodori* Witenberg 1928.

Cyclocoelum (Hyptiasmus) robustum Stossich 1902: 21/6-7 mm (à extrémité antérieure rétrécie). Pharynx grand (env. 730 μ)¹. Œufs (?). Pore génital en avant du pharynx. Vitellogènes bordant extérieurement les branches de l'intestin ou les recouvrant en partie, non confluent postérieurement. Anses utérines disposées comme dans l'espèce précédente, mais plus serrées. Ovaire situé au-devant et à gauche du testicule postérieur. Parasite d'*Anseres*.

Synonymes: *Hyptiasmus robustus* (Stossich) in Kossack 1911, *Prohyptiasmus robustus* (Stossich) in Witenberg 1923.

Cyclocoelum (Hyptiasmus) oculum Kossack 1911: jusqu'à 13,2 mm. Pharynx moyen, 290-335 μ . Œufs 108/47 μ . Pore génital au niveau du prépharynx. Vitellogènes sous forme d'un semis de gros follicules sur les branches de l'intestin, confluent postérieurement². Anses utérines transversales, envahissant les champs extra-caeaux, les dernières descendantes et enveloppant l'ovaire et le second testicule. Parasite de *Ralloidea*.

Synonymes: *Transcoelum oculum*³ (Kossack) Witenberg 1923, *T. sigillum* Witenberg 1923, *Hyptiasmus (Hyptiasmus) brumpti* Dollfus 1948.

Cyclocoelum (Hyptiasmus) magnum S. J. Johnston 1916: 19 mm. Pharynx moyen, 350 μ . Œufs 75-112/40-59 μ . Testicules très grands (diamètre moyen: presque 2 mm). Pore génital en avant

s'agit en réalité de deux exemplaires de *Cyclocoelum (Hyptiasmus) arcuatum* Stossich, l'un de 16/4,4 mm, l'autre de 17,3/4,8 mm. Pharynx 700-730 μ ; œufs 144-150/65-72 μ (avec miracidia binoculés, dont beaucoup sont libérés dans la portion distale de l'utérus). Pore génital en avant du pharynx. La disposition des anses utérines est caractéristique de l'espèce. Les vitellogènes, très ramifiés, confluent postérieurement, enveloppent les branches de l'intestin d'un véritable réseau à larges mailles, tel qu'il a été représenté plus ou moins nettement par Kossack (1911, pl. 14, fig. 11, pour *Hyptiasmus laevigatus*) et par WITENBERG (1928, fig. 2, pour *Hyptiasmus theodori*). Sur l'exemplaire de 16 mm, le testicule antérieur mesure 520/560 μ , le postérieur 450/630 μ .

¹ D'après BYCHOWSKAJA-PAWLOWSKAJA (1953, fig. 26).

² Cf. BYCHOWSKAJA-PAWLOWSKAJA (1953, fig. 27).

³ Orthographié *oculeus*, cf. WITENBERG (1923, p. 44).

du pharynx (« ventral to the prepharynx »). Vitellogènes suivant le bord externe des branches de l'intestin, non confluent postérieurement. Anses utérines transversales, envahissant les champs extra-caecaux, les dernières pouvant s'infléchir en direction postéro-externe, mais ne descendant pas au-delà du bord antérieur du second testicule. Parasite de *Chenopis atrata* (Lath.).

Cyclocoelum (Hyptiasmus) magniproles Witenberg 1928: 6,7-8 mm. Pharynx moyen, 370/300 μ ¹. Œufs grands, 180-200/? μ . Pore génital au-devant du pharynx (au milieu du prépharynx). Vitellogènes suivant le bord externe des branches de l'intestin, confluent postérieurement. Anses utérines antérieurement confinées dans le champ intercaecal, puis débordant l'intestin en s'infléchissant en direction postéro-externe, les dernières n'outrepassant pas la zone du second testicule. Parasite de *Charadrii (Himantopus)*.

DEUXIÈME GROUPE (gen. *Allopyge* S. J. Johnston 1913):

Cyclocoelum (Hyptiasmus) antigones (S. J. Johnston 1913): 20 mm. Pharynx 410/250 μ . Œufs 94/55 μ . Pore génital au niveau de la bifurcation intestinale ou derrière celle-ci. Vitellogènes longeant le bord externe des branches sinueuses de l'intestin, confluent postérieurement. Anses utérines transversales, tout d'abord contenues dans le champ intercaecal (premier tiers du corps), puis débordant l'intestin (mais non pas toutes), enfin de nouveau confinées entre ses branches dans la zone des gonades (aucune branche descendante). Parasite de *Grues*.

Synonyme: *Allopyge antigones* S. J. Johnston 1913.

Cyclocoelum (Hyptiasmus) skrjabini (Shakhtakhtinskaja 1951): jusqu'à 20,1 mm. Pharynx 460-490/410-450 μ . Œufs 119-124/55-66 μ . Pore génital immédiatement au-devant de la bifurcation intestinale. Vitellogènes longeant le bord externe des branches légèrement sinueuses de l'intestin et les recouvrant complètement, confluent postérieurement. Anses utérines transversales dans la première moitié du corps et envahissant les champs extra-caecaux dès le premier tiers, puis s'infléchissant peu à peu en direction postéro-externe, les dernières, de chaque côté, enveloppant l'ovaire et,

¹ D'après DOLLFUS (1948, fig. 2).

en partie, le second testicule (boucles descendantes). Parasite de *Grues*.

Synonyme: *Allopyge skryabini* Shakhtakhtinskaja 1951.

TROISIÈME GROUPE (subgen. *Pseudhyptiasmus* Dollfus 1948):

Cyclocoelum (Hyptiasmus) ominusum Kossack 1911: jusqu'à 16,2 mm. Pharynx petit, 200-270/160-250 μ . Œufs 65-80/40-48 μ ¹. Pore génital au niveau de la bifurcation intestinale ou derrière celle-ci. Vitellogènes suivant les branches sinueuses de l'intestin, confluent postérieurement. Anses utérines étroitement confinées dans le champ intercaecal. Parasite de *Grues*².

Synonymes: *Monostomum* sp. Stossich 1902³ (pp. 34 et 36, n° 3 et 6), (*Hyptiasmus*) sp. Kossack 1911 (pp. 541-542, fig. 15), *Allopyge undulatus* Canavan 1934.

Cyclocoelum (Hyptiasmus) elongatum Harrah 1921 [fig. 10]: jusqu'à 20 mm. Pharynx 215-400 μ ⁴. Œufs 106-140/51-81 μ . Pore génital au niveau de l'extrémité postérieure du pharynx ou un peu en arrière. Vitellogènes marginaux ou submarginaux, en dehors des branches de l'intestin, non confluent postérieurement. Anses utérines étroitement confinées dans le champ intercaecal. Ovaire souvent dévié de la ligne joignant les centres des testicules. Vésicule excrétrice bicorne (formée de deux poches accolées). Parasite de *Passeres (Pica, Cyanopica et Urocissa; Dumetella et Myophonus)*⁵, de *Pici* et de *Galli*⁶.

¹ D'après DUBOIS (1930, p. 394).

² L'Institut de Zoologie de l'Université de Neuchâtel possède deux exemplaires de « *Allopyge* », recueillis par O. FUHRMANN chez une *Grus cinerea*.

³ STOSSICH (1902, p. 34) indique comme caractéristique: « Intestino a percorso serpentiforme, distante dal margine del corpo ».

⁴ Nous relevons plusieurs erreurs en ce qui concerne les dimensions de *Cyclocoelum sharadi* (l'un des synonymes de *C. elongatum*). D'après les figures 2 et 3 de BHALERAO (1935) et leur comparaison, elles nous paraissent deux fois trop grandes: il est impossible que la largeur du corps soit de 4 à 4,5 mm, que le pharynx mesure 0,425/0,380 mm et que les testicules atteignent l'un 2,07/1,7 mm, l'autre 2,15/1,32 mm (la longueur du Ver étant de 10,5 à 11 mm) ! En réalité, le pharynx ne saurait avoir plus de 250 μ de longueur. (A noter toutefois que TANG (1941) indique pour le pharynx de *C. elongatum* des dimensions de 348-390/390-415 μ , le Ver mesurant 17 à 19 mm.)

⁵ L'Institut de Zoologie de l'Université de Neuchâtel possède quatre exemplaires recueillis par HOUEDEMER [Tonkin, 1932] dans la cavité coelomique de *Myophonus temmincki eugenei* Hume.

⁶ Cf. p. 118: caractères biologiques du synonyme *dollfusi* Tim.-Dav. 1950.

Synonymes: *Cyclocoelum sharadi* Bhalerao 1935, *C. dumetellae* Zelif 1943, *C. bivesiculatum* Prudhoe 1944, *C. (Pseudhyptiasmus) dollfusi* Timon-David 1950, *C. (P.) sinhaladvipa* Fernando 1950.

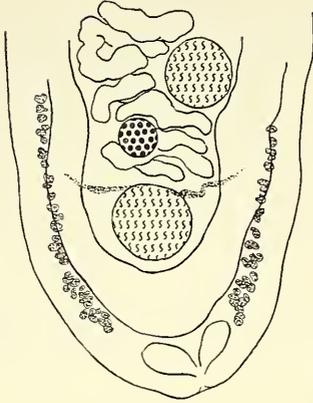


FIG. 10.

« *Cyclocoelum dumetellae* » Zelif 1943 [syn. de *Cyclocoelum (Hyptiasmus) elongatum* Harrah 1921], de *Dumetella carolinensis* (L.) [Adams County, Pa., U.S. Nat. Mus., Helm. Coll. n° 36837 (type)].

Anses utérines confinées dans le champ intercaecal. Parasite de *Phasianidae*.

Synonyme: *Cyclocoelum distomatum* Morishita 1924.

GENRE OPTHALMOPHAGUS Stossich 1902

Ophthalmophagus singularis Stossich 1902: jusqu'à 10 mm. Pharynx 210-350/200-350 μ . Œufs 93-138/42-72 μ . Pore génital péribuccal (derrière la bouche). Testicules situés obliquement dans la seconde moitié du corps. Vitellogènes suivant les branches de l'intestin, confluent postérieurement. Anses utérines antérieurement confinées dans le champ intercaecal, puis débordant l'intestin dès les deux cinquièmes de la longueur du corps. L'espèce a été trouvée dans l'orbite, les fosses nasales et la cavité infra-orbitaire de *Ralloidea (Gallinula et Rallus)*, de *Charadrii* et dans la cavité du corps d'un Canard sauvage.

Remarque. — *C. (H.) elongatum* et ses synonymes (cas réservé de *C. sharadi*) ont tous une vésicule excrétrice bicorne, formée de deux poches accolées. Nous avons observé ce caractère chez *C. dumetellae* [U.S. Nat. Mus., Helm. Coll.: type (n° 36.837) et cotype (n° 36.838)] (fig. 10), ce qui permet de fixer la position systématique de ce parasite de *Dumetella carolinensis* (L.).

Cyclocoelum (Hyptiasmus) vagum Morishita 1924: jusqu'à 10 mm. Pharynx 180-290/107-290 μ . Œufs 50-77/30-43 μ . Pore génital au niveau de la bifurcation intestinale. Vitellogènes marginaux, en dehors des branches de l'intestin, non confluent postérieurement.

Synonymes: *Ophthalmophagus nasicola*¹ Witenberg 1923, *O. massinoi* Witenberg 1926, *O. charadrii* Yamaguti 1934.

Ophthalmophagus oculobius (Cohn 1902): jusqu'à 10,5 mm. Pharynx 250 μ . Œufs 100/50 μ . Pore génital au niveau du pharynx. Testicules situés obliquement dans la première moitié du corps. Vitellogènes suivant les branches de l'intestin, confluent postérieurement. Anses utérines grêles, lâches, débordant l'intestin dès le quart antérieur de la longueur du corps, en s'orientant en direction postéro-externe, les dernières descendantes, envahissant les champs extra-caecaux jusqu'à l'extrémité postérieure du Ver. L'espèce a été trouvée dans l'œil d'un Charadriidé (*Squatarola squatarola* (L.)).

Synonyme: *Monostomum oculobium* Cohn 1902.

Ophthalmophagus variolaris (Fuhrmann 1904)²: 6-7 mm. Pharynx 200-220/120-130 μ . Œufs 83-120/40-53 μ . Pore génital au-devant de la bifurcation intestinale. Testicules situés à peu près à mi-longueur du corps, l'un équatorial ou prééquatorial, l'autre postéquatorial. Vitellogènes marginaux, en dehors des branches de l'intestin³. Anses utérines transversales, antérieurement confinées dans le champ intercaecal, puis débordant l'intestin dès les deux cinquièmes de la longueur du corps. L'espèce a été trouvée trois fois chez un Accipitridé (*Rostrhamus sociabilis* (Vieill.)). Brésil et Cuba.

Synonyme: *Bothriogaster*⁴ *variolaris* Fuhrmann 1904, *Bothriogaster variolaris* (Fuhrmann) Dollfus 1948.

Ophthalmophagus magalhãesi Travassos 1921: 15-25 mm. Pharynx volumineux, 870-1000 μ ⁵. Œufs 219/103 μ . Pore génital péribucaal (derrière la bouche). Testicules situés obliquement dans la seconde moitié du corps. Vitellogènes suivant les branches de l'intestin, confluent postérieurement. Anses utérines antérieurement confinées dans le champ intercaecal, puis débordant l'intestin dès les deux cinquièmes de la longueur du corps, celles du dernier

¹ DOLLFUS (1948, p. 149) réunit *O. nasicola* et *O. massinoi* dans le nouveau sous-genre *Geowitenbergia*, avec la première des deux espèces comme type.

² D'après la description de PÉREZ VIGUERAS (1940 et 1955).

³ D'après FUHRMANN (1904, fig. 1) et PÉREZ VIGUERAS (1940, pp. 23-24) la confluence des vitellogènes serait réalisée par la réunion même des vitelloductes.

⁴ Nom générique préemployé.

⁵ D'après DOLLFUS (1948, fig. 4).

tiers s'infléchissant en direction postéro-externe, les dernières descendantes et enveloppant les gonades. Parasite des sinus nasaux et de la cavité infra-orbitaire de *Cairina moschata* (L.). Brésil.

Synonyme: ? *Ophthalmophagus plectropteri* Dubois 1930.

Ophthalmophagus skrjabinianus (Witenberg 1926): 15 mm. Pharynx 280 μ . Œufs 110-124/66-69 (ou 95 ?) μ . Pore génital derrière le pharynx. Testicules situés l'un à côté de l'autre, juste au-devant de la mi-longueur du corps. Vitellogènes suivant les branches de l'intestin, confluent postérieurement. Anses utérines transversales, contenues dans le champ intercaecal jusqu'au tiers de la longueur du corps, puis débordant l'intestin, les dernières décrivant des sinuosités irrégulières. Un seul exemplaire trouvé dans les fosses nasales de *Plegadis falcinellus* (L.).

Synonyme: *Contracoelum skrjabinianum* Witenberg 1926.

Sous-famille **TYPHLOCOELINAE** Harrah 1922

Genre **TYPHLOCOELUM** Stossich 1902

Typhlocoelum cucumerinum (Rudolphi 1809): 4-13/1,8-6 mm. Pharynx 190-520 μ . Œufs 107-195/60-95 μ . Intestin avec diverticules. Pore génital au niveau du milieu ou du bord postérieur du pharynx. Testicules fortement lobés ou ramifiés. Vitellogènes suivant les branches de l'intestin. Anses utérines confinées dans le champ intercaecal. Parasite d'*Anseres*.

Synonymes: *Distoma cucumerinum* Rudolphi 1809, *Monostomum flavum* Mehlis 1831, *Monostomum asperum* Nitzsch in Leuckart 1842, *M. sarcidiornicola* Mégnin 1890¹, *Typhlocoelum obovale* Neumann 1909², *T. reticulare* S. J. Johnston 1913, *T. americanum* Manter et Williams 1928, *Typhlophilus shovellus* Lal 1936.

Typhlocoelum sisowi (Skrjabin 1913) comb. nov.: 5,5-11,5/2,2-4,5 mm. Pharynx 270-390/210-370 μ . Œufs 96-154/50-81 μ . Intestin avec diverticules. Pore génital au niveau du bord antérieur du pharynx ou un peu plus en avant. Testicules globuleux. Vitello-

¹ Les types de MÉGNIN ont été réétudiés par JOYEUX et BAER (1927, pp. 422-424, fig. 2). Contrairement au dessin, le texte de ces auteurs indique que le pore génital débouche « vers le milieu du pharynx ».

² Rédécrit par TRAVASSOS (1921, pp. 121 et 123, fig. 3-4).

gènes suivant les branches de l'intestin. Anses utérines confinées dans le champ intercaecal. Parasite d'*Anseres*¹.

Synonymes: *Tracheophilus sisowi* Skrjabin 1913, *Typhlocoelum hepaticum* Sugimoto 1919, «*Typhlocoelum cymbium* (Diesing 1850) Kossack 1911» in Stunkard 1934, «*Tracheophilus cymbium* Skrjabin 1913» in Bychowskaja-Pawlowskaja 1953.

Genre NEIVAIA Travassos 1929

Neivaia cymbium (Diesing 1850) comb. nov. [fig. 11]: 4,5-10/1,5-4,5 mm². Pharynx 140-310 μ . Œufs 95-142/42-76 μ (quelques miracidia libres). Intestin sans diverticules. Pore génital au niveau du bord antérieur du pharynx³. Testicules de forme allongée, non ou à peine lobés, sans ramifications. Vitellogènes extra-caecaux, confluent postérieurement. Anses utérines confinées dans le champ intercaecal. Parasite d'*Anseres*⁴.

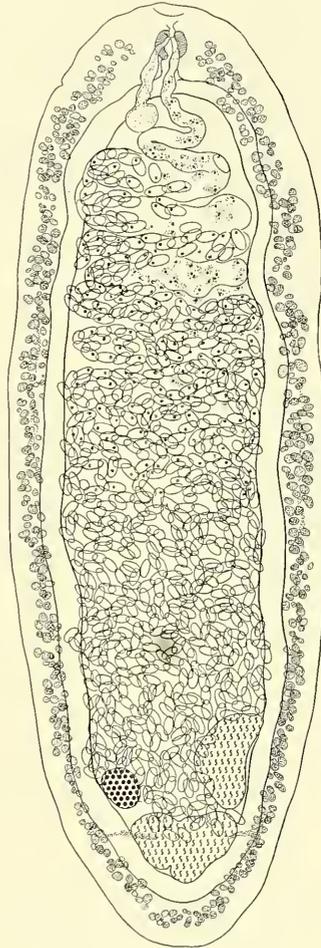


FIG. 11.

Neivaia cymbium (Diesing 1850) comb. nov., de «*Himantopus wilsonii*» [Naturhist. Mus. Wien, Zool. Samml., Inv. n° 4505 (Fl. 5, Brésil), mat. orig.]. Longueur 4,5 mm.

¹ Nous avons examiné trois exemplaires de *Typhlocoelum sisowi*:

- 1° de *Netta rufina* (Pall.) [Genève, Coll. E. ANDRÉ, 6.XI.1915, déterminé par nous comme *Tracheophilus sisowi* Skrjabin];
- 2° du larynx d'un Canard [Tonkin, 23.X.1930, matériel E. F. HOUEMER (1938, p. 69), Coll. Institut de Zoologie, Université de Neuchâtel];
- 3° de la trachée de *Anas platyrhynchos* L. [matériel SCHILLER (n° d'hôte: 13), décrit par nous, en 1951 (p. 50), comme *Tracheophilus sisowi* Skrjabin (Coll. G. DUBOIS)].

² Les mesures que nous avons prises sur le matériel original sont les suivantes: longueur 4,5 mm, largeur 1,5 mm; pharynx 140-150/140-160 μ ; œufs 95-115/42-53 μ .

³ TRAVASSOS (1921, p. 123) le qualifie de prépharyngien.

⁴ D'après TRAVASSOS. L'hôte-type serait «*Himantopus Wilsonii*» (? !). A ce propos, voir DOLLFUS (1948, p. 187, note 5).

Synonymes: *Monostomum cymbium* Diesing 1850, *Haematotrephus cymbius* (Diesing) Stossich 1902¹, *Typhlocoelum neivai* Travassos 1921.

Species inquirendae

Monostomum nigropunctatum v. Linstow 1883 (cf. WITENBERG, 1926, p. 141).

Cyclocoelum adolphi Stossich 1902 (cf. DOLLFUS, 1948, p. 187, note 1).

Haematotrephus fasciatus Stossich 1902 (cf. remarque, p. 91).

Haematotrephus consimilis Nicoll 1914².

Typhlocoelum hepaticum Sugimoto 1919 (cf. MORISHITA, 1929, p. 156).

Cyclocoelum halcyonis MacCallum 1921 (cf. DOLLFUS, 1948, p. 185).

Ophthalmophagus plectropteri Dubois 1930 (cf. DOLLFUS, 1948, p. 150)³.

Species delineatae

Monostoma Vanelli Rudolphi 1819, pp. 87, 350 (cité dans les « Species dubiae »).

Monostoma Himantopodis Rudolphi 1819, p. 87⁴.

Hyptiasmus sp. Witenberg 1923, p. 41; 1926, pp. 169-170⁴.

Promptenovum vanbenedeni Witenberg 1923, p. 46 (*nomen nudum*).

Clé de détermination

- I. Corps linguiforme ou lancéolé (3 à 6 fois plus long que large).
Bord interne de l'intestin toujours dépourvu d'une suite de diverticules. Acetabulum vestigial⁵ situé entre le cinquième et

¹ *Cymbium* est un substantif au nominatif, accolé par voie d'apposition au nom générique. Il ne saurait s'accorder avec celui-ci.

² Description insuffisante, faite par analogie avec celle de *Haematotrephus similis* Stossich, non illustrée, sans indications de mesures autres que celles du corps.

³ Le matériel original (Coll. O. FUHRMANN) ne comprenait que des coupes en séries.

⁴ Le Musée de Vienne ne possède pas d'exemplaires du *Monostoma Vanelli* Rud., ni du *Monostoma Himantopodis* Rud. (lettre du Dr E. KRITSCHER, 2 sept. 1958).

⁵ Rarement visible sur les préparations totales.

le septième de la longueur du corps, derrière la bifurcation intestinale CYCLOCOELINAE

A. Ovaire antérieur ou latéral par rapport aux testicules, ou encore situé entre eux ¹ Gen. *Cyclocoelum*

a) Ovaire situé au sommet d'un triangle dont la base est une ligne joignant les centres des testicules non contigus. Anses utérines orientées transversalement, sans inflexion forte ou générale en direction postéro-externe, entièrement comprises entre les branches de l'intestin ou empiétant plus ou moins sur elles sans dépasser très sensiblement et en plusieurs points leur bord externe Subgen. *Cyclocoelum* (p. 112)

b) Testicules contigus ou très rapprochés ², l'ovaire étant au sommet d'un triangle dont la base est la ligne joignant leurs centres (ce sommet est prétesticulaire ou au niveau du bord antérieur du premier testicule). Anses utérines généralement et assez nettement infléchies en direction postéro-externe, ou disposées plus ou moins régulièrement en chevrons, — les dernières pouvant embrasser les testicules (boucles descendantes), — comprises entre les branches de l'intestin ou débordant celles-ci, outrepassant même parfois les vitellogènes . . . Subgen. *Haematotrephus* (p. 113)

c) Ovaire toujours intertesticulaire, exactement ou presque exactement sur la ligne joignant les centres des testicules ³, le plus souvent rapproché du testicule postérieur et pouvant même le toucher.

Subgen. *Hyptiasmus* (p. 115)

B. Ovaire postérieur aux testicules.

Gen. *Ophthalmophagus* (p. 116)

¹ Chez *Cyclocoelum vogeli* Szidat, l'ovaire est toujours sur la ligne médiane, immédiatement au-devant de l'arc intestinal (p. 91).

² Chez *Cyclocoelum (Haematotrephus) brasilianum* Stossich, la première anse utérine peut s'insinuer entre les testicules, jusqu'à atteindre l'arc intestinal (p. 98, fig. 5; p. 100, fig. 9b).

³ Chez *Cyclocoelum (Hyptiasmus) robustum* Stossich, l'ovaire est légèrement à gauche de la ligne joignant les centres des testicules (mais rapproché du testicule postérieur) (p. 103).

- II. Corps elliptique ou ovale (2 à 3 fois plus long que large), à largeur maximum dans la première moitié ou à mi-longueur. Bord interne de l'intestin pourvu ou non d'une suite de diverticules. Acetabulum vestigial situé entre le tiers et la moitié de la longueur du corps TYPHLOCOELINAE
- A. Présence d'une suite de 9 à 13 diverticules sur le bord interne des branches intestinales.
Gen. *Typhlocoelum* (p. 117)
- B. Absence de diverticules intestinaux . . . Gen. *Neivaia*
(Une seule espèce: *N. cymbium* (Diesing 1850).

Sous-genre *Cyclocoelum* Witenberg

1. Pore génital au niveau du bord antérieur du pharynx ou même au-devant. Diamètre du pharynx 500-1270 μ . Vitellogènes profusément développés, enveloppant ventralement et dorsalement les branches de l'intestin. Parasite de *Ralloidea*¹ . . . *C. (C.) mutabile* (Zeder)
- Pore génital au niveau du milieu ou du bord postérieur du pharynx. Diamètre du pharynx inférieur à 450 μ . Vitellogènes moins développés, en marge des branches de l'intestin 2
2. Ovaire toujours sur la ligne médiane, devant l'arc intestinal. (Œufs 110/50 μ). Parasite de Phasianidés. Libéria.
C. (C.) vogeli Szidat
- Ovaire latéral, au niveau de l'espace intertesticulaire, plus ou moins loin ou près de la ligne joignant les centres des testicules 3
3. Œufs 85-96/52-55 μ . (Pharynx 400/450 μ pour un Ver de 9,6 mm de long). Vitellogènes empiétant sur l'intestin et limités antérieurement au sixième de la longueur du corps, niveau où se trouve un acetabulum sous-cuticulaire vestigial (82/91 μ). Parasite du Flamant rose.
C. (C.) theophili Dollfus

¹ Accidentellement de Charadriiformes.

- Œufs dépassant 100 μ de longueur. Vitellogènes marginaux ou submarginaux, atteignant le niveau moyen de la bifurcation intestinale 4
- 4. Vitellogènes étroits, encerclant l'intestin (même en avant), formés de petits follicules groupés en épi autour du tronc collecteur non ramifié. Parasite de Phasianidés. Congo belge *C. (C.) phasidi* Stunkard
- Vitellogènes ne présentant pas ces caractères. Parasites de *Charadrii* 5
- 5. Pharynx 390-460/270-420 ou 340-440 μ .
C. (C.) ovopunctatum Stossich
- Pharynx 120-300/120-280 ou 150-310 μ .
C. (C.) obscurum (Leidy)

Sous-genre *Haematotrephus* Stossich

- 1. Pore génital prosthépharyngien ¹ (à peine en arrière du bord antérieur du pharynx, celui-ci mesurant 350-370/345-360 μ de diamètre). Afrique occidentale.
C. (H.) gendrei n. sp.
- Pore génital opistho- (ou méso-) pharyngien ¹ (exceptionnellement plus en avant chez *C. (H.) brasilianum* dont le pharynx est petit) 2
- 2. Champ intercaecal assez étroit (un tiers à trois cinquièmes de la largeur du corps). Vitellogènes latéraux (longeant le bord externe des branches de l'intestin ou leur face ventrale, de sorte que les anses utérines les outrepassent pour envahir les champs extra-caecaux), faiblement développés (à follicules petits ou même très petits), confluent postérieurement. Œufs grands à très grands (jusqu'à 253 μ de long), à coque très mince et fragile: utérus contenant presque toujours des miracidia libres, au moins dans sa partie distale. Parasite de *Recurvirostridae* et de *Charadriidae*, moins souvent de *Scolopacidae*.
C. (H.) lanceolatum (Wedl)

¹ Définition de ces termes: voir p. 71, note 1.

- Champ intercaecal large (trois cinquièmes à trois quarts de la largeur du corps). Vitellogènes marginaux (entre les branches de l'intestin et le bord du corps), bien développés, plus ou moins denses (à follicules nombreux et assez grands), non confluent postérieurement. Œufs moyens à grands (jusqu'à 195 μ de long), à coque épaisse: utérus ne contenant pas de miracidia libres 3
3. Pharynx 500 μ (pour un Ver de 7 à 9 mm). Anses utérines transversales dans la première moitié du corps, puis s'infléchissant en direction postéro-externe dans la seconde, pouvant atteindre le bord externe des branches de l'intestin ou le déborder. Parasite de *Colymbiformes* (*Podicipedes*). Australie.
C. (H.) jaenschi T. H. Johnston et Simpson
- Pharynx 150-360 μ de diamètre moyen. Parasites de *Charadrii* (*Scolopacidae* principalement) 4
4. Pharynx grand, 320-380/350-400 μ . Japon.
C. (H.) phaneropsolum Stossich
- Pharynx petit, 165-290/140-265 μ ¹ 5
5. Anses utérines contenues entre les branches de l'intestin.
C. (H.) tringae Stossich
- Anses utérines atteignant le bord externe des branches de l'intestin et le débordant en plusieurs endroits . . . 6
6. Anses utérines disposées transversalement, sinon dans l'ensemble, du moins dans la première moitié ou les deux premiers tiers du corps, pouvant s'infléchir au-delà, avec disposition en circonflexes, les dernières n'enveloppant pas les testicules (Une anse initiale peut s'insinuer entre ceux-ci.) Brésil et Etats-Unis. *C. (H.) brasilianum* Stossich
- Anses utérines infléchies en direction postéro-externe ou retombantes, à disposition assez irrégulière en circonvolution, plusieurs constituant des boucles descendantes et les dernières enveloppant plus ou moins les gonades. Eurasie *C. (H.) kossacki* (Witenberg)

¹ KHAN (1935, p. 347) indique une longueur maximum de 350 μ qui n'a jamais été observée chez les espèces de ce groupe (cf. tableau II).

Sous-genre *Hyptiasmus* Kossack

- 1. Pore génital prosthépharyngien ¹ 2
- Pore génital opistho- ou péranspharyngien ¹ 6
- 2. Testicules très grands, 1760-2280 μ de diamètre. Parasite de *Chenopsis atrata* (Lath.). Australie.
C. (H.) magnum S. J. Johnston
- Testicules petits ou moyens, 320-960 μ de diamètre . . . 3
- 3. Pharynx 485-740 μ . Parasites d'*Anseres* 4
- Pharynx 190-360 μ 5
- 4. Ovaire devant le testicule postérieur, sur la ligne joignant les deux glandes mâles. Vitellogènes enveloppant de leurs ramifications les branches de l'intestin, confluent postérieurement. Largeur du corps 2-5,5 mm.
C. (H.) arcuatum Stossich
- Ovaire devant le testicule postérieur, mais un peu à gauche. Vitellogènes recouvrant en partie les branches de l'intestin ou les bordant extérieurement, non confluent postérieurement. Largeur du corps 6-7 mm.
C. (H.) robustum Stossich
- 5. Vitellogènes sous forme d'un semis de gros follicules sur les branches de l'intestin, confluent postérieurement. Œufs 108/47 μ . Parasite de *Ralloidea*.
C. (H.) oculum Kossack
- Vitellogènes suivant le bord externe des branches de l'intestin, confluent postérieurement. Œufs 180-200 μ de longueur. Parasite de *Charadrii (Himantopus)*.
C. (H.) magniproles Witenberg
- 6. Anses utérines envahissant les champs extra-caecaux . . . 7
- Anses utérines confinées dans le champ intercaecal . . . 8
- 7. Anses utérines de la zone des gonades débordant les branches de l'intestin et s'infléchissant pour envelopper

¹ Définition de ces termes: voir p. 71, note 1.

l'ovaire et, en partie, le second testicule. Parasite de *Grus grus* (L.). Caucase oriental.

C. (H.) skrjabini (Shakhtakhtinskaja)

- Anses utérines de la zone des gonades ne débordant pas les branches sinueuses de l'intestin. Parasite de *Grus r. rubicunda* (Perry)¹. Queensland.

C. (H.) antigones (S. J. Johnston)

8. Pore génital au niveau de la bifurcation intestinale ou derrière celle-ci. Œufs petits, 50-80/30-48 μ 9

- Pore génital au niveau de l'extrémité postérieure du pharynx ou un peu en arrière. Œufs 110-140/51-81 μ . Ovaire souvent dévié de la ligne joignant les centres des testicules. Vésicule excrétrice bicornue (formée de deux poches accolées). Parasite de *Passeres* (*Pica*, *Cyanopica* et *Urocissa*; *Dumetella* et *Myophonus*), de *Pici* et de *Galli*.

C. (H.) elongatum Harrah

9. Longueur du Ver 10-16,2 mm. Vitellogènes suivant les branches sinueuses de l'intestin, confluent postérieurement. Parasite de *Grues*. *C. (H.) ominosum* (Kossack)

- Longueur du Ver 5,5-10 mm. Vitellogènes marginaux, en dehors des branches non sinueuses de l'intestin, non confluent postérieurement. Parasite de *Phasianidae*. Japon. *C. (H.) vagum* Morishita

Genre OPHTHALMOPHAGUS Stossich

1. Pore génital péribuccal 2

- Pore génital opistho- ou péranpharyngien² 3

2. Longueur/largeur du Ver 4-10/1,2-2,3 mm. Pharynx 210-350/200-350 μ . Œufs 93-138/42-72 μ . Eurasie.

O. singularis Stossich

- Longueur/largeur du Ver 15-25/4-7 mm. Pharynx 870-1000 μ . Œufs 219/103 μ . Brésil. *O. magalhãesi* Travassos

3. Testicules situés l'un à côté de l'autre juste au-devant de la mi-longueur du corps. *O. skrjabinianus* (Witenberg)

¹ Syn. *Antigone australasiana*.

² Définition de ces termes: voir p. 71, note 1.

- Testicules situés l'un devant l'autre, un peu obliquement 4
4. Vitellogènes marginaux, extra-caecaux. Testicules situés à peu près à mi-longueur du corps, l'un équatorial ou pré-équatorial, l'autre postéquatorial. (Acetabulum vestigial d'un diamètre de 175/200 μ). Parasite d'un Accipitridé (*Rostrhamus sociabilis* (Vieill.)). Brésil et Cuba.
O. variolaris (Fuhrmann)
- Vitellogènes suivant les branches de l'intestin. Testicules situés dans la première moitié du corps. Parasite d'un Charadriidé (*Squatarola squatarola* (L.)). *O. oculobius* (Cohn)

Genre TYPHLOCOELUM Stossich

Pore génital méso- ou opisthopharyngien¹. Testicules fortement lobés ou ramifiés. *T. cucumerinum* (Rudolphi)

Pore génital prosthépharyngien¹. Testicules globuleux.
T. sisowi (Skrjabin)

III. SPÉCIFICITÉ PARASITAIRE

On a prétendu que les *Cyclocoelidae* n'avaient pas de spécificité parasitaire. Il suffit de consulter attentivement la littérature pour se convaincre du contraire. Les listes d'hôtes par espèces² (cf. p. 119-139) et les tableaux I à V que nous avons établis montrent suffisamment que ces Vers se sont adaptés à des ordres d'Oiseaux déterminés.

Nous avons déjà indiqué (p. 72 et 74) que les *Typhlocoelinae* sont des parasites de la trachée d'Anatidés³ (cf. tableau V et p. 134-139).

¹ Définition de ces termes: voir p. 71, note 1.

² Ces listes indiquent les cas d'infestation certains et quelques pourcentages. Elles constituent ainsi des ébauches de statistiques.

³ La seule exception concerne *Typhlocoelum sisowi* (Skrjabin), nommé « *Typhlocoelum cymbium* (Diesing) » par STUNKARD (1934) qui trouve un exemplaire dans les fosses nasales de *Podilymbus podiceps* (L.).

En ce qui concerne les *Cyclocoelinae*, à une exception près¹, toutes les espèces du sous-genre *Haematotrephus* sont inféodées aux *Charadrii* (cf. tableau II et pp. 125-129). Les espèces du sous-genre *Hyptiasmus* se répartissent comme suit : celles dont le pore génital est prosthépharyngien sont tributaires d'*Anseres*, de *Ralloidea* et de *Charadrii*, tandis que celles dont le pore génital est opistho- ou péranspharyngien ont été trouvées chez des *Gruoidea* (Gruidés), des *Passeres* (Pies), des *Galli* (Phasianidés et *Gallus*) et des *Pici* (cf. tableau III et pp. 129-133). J. TIMON-DAVID (1955), qui étudia le développement du Cyclocoelien de la Pie (*C. dollfusi* Tim.-Dav. 1950)², a montré qu'il se réalise suivant un cycle abrégé (ou télescopé), avec le concours d'un Pulmoné terrestre qui ingère les œufs, cycle caractérisé par le fait que les cercaires s'enkystent sur place sans sortir des rédies. (Dans les autres cycles connus des Cyclocoelidés³, l'hôte intermédiaire est un Mollusque d'eau douce, et les cercaires, quittant les rédies, s'enkystent dans les tissus du Mollusque.)

Parmi les espèces du sous-genre *Cyclocoelum*, *C. mutabile* est très nettement lié aux *Ralloidea*, tandis que *C. ovopunctatum* et *C. obscurum* dépendent des *Charadrii* (cf. tableau I et pp. 119-124).

Seules, les espèces du genre *Ophthalmophagus* semblent moins strictes dans le choix de leurs hôtes (cf. tableau IV et pp. 133-134), si l'on en juge par le type, *O. singularis*, que l'on a recueilli aussi bien chez les *Ralloidea* que chez les *Charadrii*, et par le reste du groupe, tributaire d'Anatidés, d'un Charadriidé, d'un Ciconiiforme et même d'un Falconiforme. (A noter cependant que *O. variolaris* a été trouvé trois fois chez le même Accipitridé, au Brésil et à Cuba.) Peut-être faut-il expliquer cette tolérance par l'habitat plus extérieur de ces parasites (orbite, fosses nasales et cavité infra-orbitaire) ? On sait toutefois que l'infestation se réalise par voie intestinale (*O. variolaris* et *O. plectropteri* ont été découverts dans l'intestin) et que les parasites gagnent les voies respiratoires en transitant par la cavité du corps.

¹ Il s'agit de *Cyclocoelum (Haematotrephus) jaenschii* Johnston et Simpson, obtenu de deux Grèbes d'Australie.

² Synonyme de *Cyclocoelum (Hyptiasmus) elongatum* Harrah.

³ *Cyclocoelum (C.) microstomum* (Creplin) [syn. de *C. (C.) mutabile* (Zeder)], *Cyclocoelum (Haematotrephus) jaenschii* Johnston et Simpson, *Typhlocoelum sisowi* (Skrjabin) [« *Typhlocoelum cymbium* (Diesing) » auct., depuis Kossack 1911; cf. STUNKARD 1934, KRULL 1940]. Voir p. 74.

Ces faits semblent bien indiquer que la spécificité des Cyclocoelidés est de nature physiologique, peut-être même néogénique¹ pour plusieurs espèces dont la statistique révèle une adaptation assez étroite à des hôtes normaux.

Listes d'hôtes par espèces de Cyclocoelidés

CYCLOCOELUM (CYCLOCOELUM) MUTABILE (Zeder)

R A L L O I D E A

Gallinula chloropus chloropus (L.):

ZEDER 1800 [Allemagne]	<i>Monostoma mutabile</i>
MEHLIS 1831 [Clausthal]	<i>Monostomum mutabile</i>
V. SIEBOLD 1835 [Heilsberg]	<i>Monostomum mutabile</i>
	[e. p.]
VAN BENEDEN 1858 [Belgique]	<i>Monostoma mutabile</i>
BRAUN 1891 [Rostock]	<i>Monostomum mutabile</i>
STOSSICH 1902 [Ogulino et Rovigno]	<i>Cyclocoelum mutabile</i>
SKRJABIN 1913 [Turkestan russe]	<i>Cyclocoelum mutabile</i>
MORISHITA 1929 [Tokyo]	<i>Cyclocoelum mutabile</i>
DOLLFUS 1948 [Richelieu]	<i>Cyclocoelum (Cycl.) mutabile</i>
BEZUBIK 1956 [Pologne]	<i>Cyclocoelum mutabile</i>
Coll. E. ANDRÉ [Genève]	<i>Cyclocoelum mutabile</i>
Coll. Inst. Zool. Neuchâtel [Fez]	<i>Cyclocoelum mutabile</i>

Gallinula chloropus galeata (Licht.):

DEL PONT 1926 [Buenos-Aires] ²	<i>Cyclocoelum paradoxum</i>
-----------------------------------------------------	------------------------------

Gallinula chloropus indica Blyth.:

YAMAGUTI 1939 [Japon]	<i>Cyclocoelum mutabile</i>
---------------------------------	-----------------------------

¹ Définie comme « spécificité étroite, dérivant soit d'une spécificité écologique, soit d'une spécificité physiologique, mais ayant perdu sa plasticité au cours de l'évolution » (cf. Suggestions finales (p. 317) du « Premier Symposium sur la spécificité parasitaire des parasites de Vertébrés », Institut de Zoologie, Université de Neuchâtel, 1957).

² Parasite très fréquent.

Gallinula chloropus cerceris Bangs:

VIGUERAS 1955 [Cuba] *Cyclocoelum mutabile*

Fulica atra atra L.:

- CREPLIN 1829 [Greifswald] *Monostomum*
microstomum
- V. SIEBOLD 1835 [Prusse orientale] *Monostomum mutabile*
[e. p.]
- LEUCKART 1842 [Allemagne] *Monostoma mutabile*
- STOSSICH 1902 [Königsberg] *Cyclocoelum mutabile*
- SKRJABIN 1913 [Turkestan russe] *Cyclocoelum*
microstomum
- KALANTARIAN 1925 [Arménie russe] *Cyclocoelum (Anteph.)*
goliath
- WITENBERG 1926 ¹ [Petersburg] *Cyclocoelum (Anteph.)*
mutabile
- WITENBERG 1926 [Sardoba et Don
infér.] *Cyclocoelum (Anteph.)*
pseudomicrostomum
- TANG 1941 [Fou-kien] *Cyclocoelum (Anteph.)*
pseudomicrostomum
- GINETZINSKAJA 1949 [Russie] *Cyclocoelum microstomum*
- BYCH.-PAWL. 1953 [Sibérie occid.
(22,6%)] *Cyclocoelum microstomum*
- MACKO 1956 [Tchécoslovaquie] *Cyclocoelum microstomum*
Coll. Inst. Zool. Neuchâtel [Sem-
pach] *Cyclocoelum mutabile*

Fulica atra americana Gm.:

- HARRAH 1922 [San Francisco] *Cyclocoelum*
pseudomicrostomum
- NOBLE 1933 [Stockton, Calif. (10%)] *Cyclocoelum*
microcotyleum
- LARIOS 1944 [Mexique] *Cyclocoelum*
pseudomicrostomum

¹ Dans cette liste d'hôtes, nous rapportons les attributions de WITENBERG à son mémoire définitif de 1926.

Fulica armillata Vieill.:

LAHILLE 1918 [Delta du Parana] . . . *Monostomum mutabile*¹

Porphyryla martinica (L.):

Coll. Inst. Zool. Neuchâtel [Véné-
zuela] *Cyclocoelum mutabile*

C H A R A D R I I

Jacana spinosa gymnostoma (Wagler):

CABAL. et FLOR.-BAR. 1952 [Mexique] *Cyclocoelum mutabile*

Tringa nebularia (Gunn.) [syn. *Totanus glottis*]:

WITENBERG 1926 [Turkestan russe]² *Cyclocoelum (Anteph.)
pseudomicrostomum*

Vanellus vanellus (L.):

BYCH.-PAWL. 1953 [Sibérie occid.
(1°)] *Cyclocoelum microstomum*

G A L L I

Gallus gallus (L.):

KURISU 1932 [Japon] *Cyclocoelum japonicum*

CYCLOCOELUM (CYCLOCOELUM) OVOPUNCTATUM Stossich

C H A R A D R I I

Numenius arquata (L.):

STOSSICH 1902 [Trévisé, Munich³,
Rendsburg] *Cyclocoelum ovopunctatum*
WITENBERG 1926 [Russie] *Cyclocoelum (Postph.)
ovopunctatum*

Erolia maritima (Brünn.):

ARNSD 1908 [Labrador] *Monostomum vicarium*

¹ *Cyclocoelum (C.) Lahillei* nom. nov. Dollfus 1948 (p. 135).

² Un seul exemplaire.

³ Exemplaires recueillis par WILLEMOES-SUHM (avril 1872) et attribués à *Cyclocoelum vicarium* (Arnsd) par KOSSACK (1911, p. 518).

Tringa glareola L.:SKRJABIN 1913 [Turkestan russe] . . . *Cyclocoelum orientale**Tringa ochropus* L.:SEMENOV 1927 [Russie] *Cyclocoelum (Postph.) orientale**Tringa nebularia* (Gunn.):KHAN 1935 [Inde] *Cyclocoelum straightum**Tringa erythropus* (Pall.):YAMAGUTI 1939 [Japon] *Cyclocoelum turusigi*

CYCLOCOELUM (CYCLOCOELUM) OBSCURUM (Leidy)

C H A R A D R I I

Catoptrophorus semipalmatus (Gm.):HARRAH 1922 [Lincoln, Neb.] . . . *Cyclocoelum obscurum**Tringa nebularia* (Gunn.) [syn. *Totanus glottis*]:STOSSICH 1902 [Dongola et ile Argo,
Egypte] *Cyclocoelum
problematicum*WITENBERG 1926 [Turkestan russe
(2 cas)] *Cycl. (Postph.) orientale*
Wit., non Skrjab.KHAN 1935 [Inde] *Cyclocoelum indicum*KHAN 1935 [Inde] *Cyclocoelum lobatum*BYCH.-PAWL. 1953 [Sibérie occid.
(1,8%)] *Cycl. mutabile* Bych.-
Pawl., non Zeder*Tringa totanus totanus* (L.) [syn. *Totanus calidris*]:LOOSS 1899 [Egypte] *Cyclocoelum* [sp.] (p. 660,
note 3)STOSSICH 1902 [Egypte] *Cyclocoelum
problematicum**Tringa totanus eurhinus* (Oberholser):TUBANGUI 1932 [Philippines] . . . *Cycl. (Postph.) orientale
eurhinus*

Tringa ochropus L.:

STOSSICH 1902 [Coll. PARONA] . . . *Cyclocoelum exile*

Tringa glareola L.:

WITENBERG 1926 [Turkestan russe] *Cycl. (Postph.) problematicum*

WITENBERG 1926 [Turkestan russe
(2 cas)] *Cycl. (Postph.) orientale*
Wit., non Skrjab.

BYCH.-PAWL. 1953 [Sibérie occid.
(9,8%)] *Cycl. (mutabile* Bych.-
Pawl., non Zeder

Tringa erythropus (Pall.):

KHAN 1935 [Inde] *Cyclocoelum allahabadi*

KHAN 1935 [Inde] *Cyclocoelum erythropis*

Tringa stagnatilis (Bechst.):

BYCH.-PAWL. 1953 [Sibérie occid.
(7%)] *Cycl. mutabile* Bych.-
Pawl., non Zeder

Capella gallinago gallinago (L.):

HARRAH 1921 [Siam] *Cyclocoelum obliquum*

KHAN 1935 [Inde] *Cyclocoelum capellum*

KHAN 1935 [Inde] *Cyclocoelum mehrii*

Coll. Inst. Zool. Neuchâtel [Hanoi] *Cyclocoelum mutabile*

Capella gallinago raddei Butur.:

YAMAGUTI 1933 [Japon] *Cyclocoelum makii*

Capella delicata (Ord) [syn. *Gallinago wilsoni*]:

HARRAH 1922 [Westchester, Pa.] . . . *Cyclocoelum leidyi*

HARRAH 1922 [Coll. WARD] *Cyclocoelum cuneatum*

Limosa fedoa (L.):

Coll. JUNE MAHON [San Diego County,
Calif.] *Cyclocoelum obscurum*

Limosa limosa (L.):

BYCH.-PAWL. 1953 [Sibérie occid.
(3,7%)] *Cycl. mutabile* Bych.-
Pawl., non Zeder

- ? *Numenius americanus* Bechst. [« Straight-billed Curlew »]:
 HARRAH 1922 [Coll. WARD] *Cyclocoelum macrorchis*
- Microsarcops cinereus* (Blyth):
 HOUEMER 1938 [Tonkin] ¹ *Cyclocoelum obscurum*
- Vanellus vanellus* (L.):
 BYCH.-PAWL. 1953 [Sibérie occid.
 (2,9%)] *Cycl. mutabile* Bych.-
 Pawl., non Zeder
- Recurvirostra avosetta* L.:
 BYCH.-PAWL. 1953 [Sibérie occid.
 (10%)] *Cycl. mutabile* Bych.-
 Pawl., non Zeder

R A L L O I D E A

- Fulica a. atra* L.:
 WITENBERG 1926 [Sardoba] *Cycl. (Postph.) orientale*
 Wit., non Skrjab.

P A S S E R E S

- Oreocincla dauma* (Lath.):
 MORISHITA 1924 [Japon] *Cyclocoelum toratsugumi*

CYCLOCOELUM (CYCLOCOELUM) PHASIDI Stunkard

G A L L I (*Phasianidae*)

- Guttera plumifera schubotzi* Reich.:
 STUNKARD 1929 [Congo belge (2 cas)] *Cyclocoelum phasidi*

CYCLOCOELUM (CYCLOCOELUM) VOGELI Szidat

G A L L I (*Phasianidae*)

- Francolinus achantensis* Temm.:
 SZIDAT 1932 [Libéria] *Cyclocoelum vogeli*

¹ Coll. Institut de Zoologie, Université de Neuchâtel.

CYCLOCOELUM (CYCLOCOELUM) THEOPHILI Dollfus

PHOENICOPTERI

Phoenicopterus ruber L.:

DOLLFUS 1948 [Maroc] *Cyclocoelum (Cycl.)
theophili*

CYCLOCOELUM (HAEMATOTREPHUS) GENDREI n. sp.

CHARADRII

Arctophilornis africana (Gm.):

JOYEUX et BAER 1927 [Afrique
occid.] *Cyclocoelum obscurum*

CYCLOCOELUM (HAEMATOTREPHUS) LANCEOLATUM (Wedl) ¹

CHARADRII

Himantopus h. himantopus (L.):

WEDL 1858 [Musée de Vienne] . . . *Monostoma lanceolatum*
 STOSSICH 1902 [Egypte] *Haematotrephus similis*
 KOSSACK 1911 [Egypte] *Haematotrephus similis* ²
 WITENBERG 1926 [Turkestan russe] *Uvitellina pseudocotylea*
 WITENBERG 1926 [Turkestan russe] *Uvitellina magniembria*
 BAER (en publication) [Congo belge] *Cyclocoelum (Haemat.)
lanceolatum*

Himantopus h. leucocephalus Gould:

S. J. JOHNSTON 1916 [South Aus-
tralia] *Haematotrephus adelphus*

Charadrius placidus Gray et Gray:

YAMAGUTI 1939 [Japon] *Uvitellina pseudocotylea*

¹ Voir addendum p. 147.

² Il s'agit du « *Distoma* H. u. E. » (Musée de Berlin n° 2309).

Charadrius dubius Scop.:

HOUEMER 1938 [Tonkin]¹ *Cyclocoelum obscurum*

Charadrius vociferus L.:

HANNUN et WILSON 1934 [Californie] *Uvitellina*
macroisophaga

Microsarcops cinereus (Blyth):

TSENG 1930 [Chine] *Cyclocoelum (Uvitellina)*
dollfusi

YAMAGUTI 1933 [Japon] *Uvitellina kerii*

Vanellus vanellus (L.):

YAMAGUTI 1933 [Japon] *Uvitellina tageri*

DOLLFUS 1948 [Dijon (France)] . . . *Haematotrepheus (Uvitel.)*
vanelli

BYCH.-PAWL. 1953 [Sibérie occid.
(4%)] *Uvitellina adelpha*

Lobivanellus lobatus (Lath.):

NICOLL 1914 [North Queensland] . *Haematotrepheus*
consimilis

Hoplopterus duvauceli (Less.) [syn. *Hoplopterus ventralis*]:

CHATTERJI 1958 [Inde] *Cyclocoelum titiri*

Capella stenura (Bonap.):

HOUEMER 1938 [Tonkin]¹ *Cyclocoelum obscurum*

Philomachus pugnax (L.):

BYCH.-PAWL. 1953 [Sibérie occid.
(4%)] *Uvitellina adelpha*

CYCLOCOELUM (HAEMATOTREPHUS) TRINGAE Stossich

C H A R A D R I I

Erolia alpina (L.) [syn. *Tringa variabilis*]:

STOSSICH 1902 [Péninsule du Sinâi] *Haematotrepheus tringae*

¹ Coll. Institut de Zoologie, Université de Neuchâtel.

Erolia minuta (Leisl.):

BYCH.-PAWL. 1953 [Sibérie occid.
(3,8%)] *Cyclocoelum tringae*

Erolia melanotos (Vieill.) [syn. *Tringa maculata*]:

HARRAH 1922 [Creston, Io.] *Cyclocoelum triangularum*

Capella delicata (Ord) [syn. *Gallinago wilsoni*]:

HARRAH 1922 [Creston Io.] *Cyclocoelum wilsoni*

Capella gallinago (L.):

YAMAGUTI 1933 [Formose] *Corpopyrum capellae*

Limosa lapponica baueri Naum. [syn. *Limosa novae-zealandiae*]:

S. J. JOHNSTON 1916 [Australie] . . *Cyclocoelum taxorchi*

Vanellus vanellus (L.):

BYCH.-PAWL. 1953 [Sibérie occid.
(1%)] *Cyclocoelum tringae*

CYCLOCOELUM (HAEMATOTREPHUS) PHANEROPSOLUM Stossich

C H A R A D R I I

Tringa sp. [syn. *Totanus* sp.]:

STOSSICH 1902 [Japon] *Haematotrephus
phaneropsolum*

Tringa erythropus (Pall.):

YAMAGUTI 1933, 1939 [Japon (2 cas)] *Corpopyrum
longisacculatum*

CYCLOCOELUM (HAEMATOTREPHUS) BRASILIANUM Stossich

C H A R A D R I I

Tringa flaviceps (Gm.):

STOSSICH 1902 [Brésil] *Cyclocoelum brasilianum*

Tringa melanoleuca (Gm.):

HARRAH 1922 [Raleigh, N. C.] . . *Cyclocoelum halli*

Tringa solitaria Wils.:

- HARRAH 1922 [Creston, Io.] *Cyclocoelum halli*
 ZELIFF 1946 [Lemont, Pa.] *Cyclocoelum nittanyense*

Philomachus pugnax (L.):

- STOSSICH 1902 (p. 36) [Zoo Berlin] . *Monostomum* sp.

Divers Charadriidés:

- TRAVASSOS 1921 [Brésil] *Cyclocoelum brasilianum*

CYCLOCOELUM (HAEMATOTREPHUS) KOSSACKI Witenberg

C H A R A D R I I

Erolia alpina (L.):

- WITENBERG 1926 [Région du Don] *Corpopyrum kossacki*

Erolia temmincki (Leisl.):

- BYCH.-PAWL. 1953 [Sibérie occid.
 (4%)] *Haematotrephus*
lanceolatus (fig. 28)

Tringa erythropus (Pall.) [syn. *Totanus fuscus*]:

- SZIDAT 1928 [Rossitten] *Corpopyrum kossacki*

Tringa nebularia (Gunn.):

- KHAN 1935 [Inde] *Cyclocoelum nebularium*

Himantopus h. himantopus (L.):

- STOSSICH 1902 [Italie] *Haematotrephus*
lanceolatus

CYCLOCOELUM (HAEMATOTREPHUS) JAENSCHI

T. H. Johnston et Simpson

P O D I C I P E D E S

Poliiocephalus poliocephalus (Jard. et Selby):

- T. H. JOHNSTON et SIMPSON 1940
 [Australie] *Cyclocoelum jaenschi*

Poliocephalus ruficollis novaehollandiae (Steph.):

T. H. JOHNSTON et SIMPSON 1940

[Australie] *Cyclocoelum jaenschi*

CYCLOCOELUM (HYPTIASMUS) ARCUATUM Stossich

A N S E R E S

Anser anser (L.):

v. SIEBOLD 1835 [Prusse orient.

(nb. cas)] *Monostomum mutabile*
[e. p.]

STOSSICH 1902 [Berlin] *Cyclocoelum arcuatum*

KOSSACK 1911 [Berlin et Munich] . *Hyptiasmus tumidus*

Bucephala clangula (L.):

STOSSICH 1902 [Berlin] *Cyclocoelum arcuatum*

KOSSACK 1911 [Greifswald] *Hyptiasmus arcuatus*

Clangula hyemalis (L.):

KOSSACK 1911 [Allemagne] *Hyptiasmus laevigatus*

Melanitta fusca (L.):

KOSSACK 1911 [Allemagne] *Hyptiasmus laevigatus*

Melanitta nigra (L.):

KOSSACK 1911 [Allemagne] *Hyptiasmus laevigatus*

Somateria mollissima (L.):

KOSSACK 1911 [Allemagne] *Hyptiasmus laevigatus*

Nyroca fuligula (L.):

KOSSACK 1911 [Allemagne] *Hyptiasmus laevigatus*

Nyroca ferina (L.):

IVANITZKAJA 1920 [Don inférieur] . *Hyptiasmus laevigatus*

WITENBERG 1926 [Don inférieur] . *Hyptiasmus coelonodus*

Anas acuta L.:

WITENBERG 1928 [Palestine] *Hyptiasmus theodori*

Mergellus albellus (L.):

- KOSSACK 1911 [Munich] *Hyptiasmus arcuatus*
 IVANITZKAJA 1920 [Don inférieur] . . . *Hyptiasmus arcuatus*
 YAMAGUTI 1934 [Japon] *Hyptiasmus arcuatus*

CYCLOCOELUM (HYPTIASMUS) ROBUSTUM Stossich

A N S E R E S

Nyroca fuligula (L.) [syn. *Fuligula cristata*]:

- STOSSICH 1902 [Musée de Turin] . . . *Cyclocoelum robustum*
 IVANITZKAJA 1920 [Don inférieur] . . . *Hyptiasmus robustus*

Anser anser (L.):

- BYCH.-PAWL. 1953 [Sibérie occid.
 (9%)] *Prohyptiasmus robustus*

CYCLOCOELUM (HYPTIASMUS) MAGNUM S. J. Johnston

A N S E R E S

Chenopsis atrata (Lath.):

- S. J. JOHNSTON 1916 [Australie] . . . *Hyptiasmus magnus*

CYCLOCOELUM (HYPTIASMUS) OCULEUM Kossack

R A L L O I D E A

Fulica a. atra L.:

- KOSSACK 1911 [Allemagne] *Hyptiasmus oculeus*
 IVANITZKAJA 1920 [Don inférieur] . . . *Hyptiasmus oculeus*
 WITENBERG 1926 [Delta du Don] . . . *Transcoelum oculeum*
 WITENBERG 1926 [Don inférieur] . . . *Transcoelum sigillum*
 BYCH.-PAWL. 1953 [Sibérie occid.
 (8%)] *Hyptiasmus oculeus*

Porzana pusilla (Pall.):

- BYCH.-PAWL. 1953 [Sibérie occid.
 (1 cas)] *Hyptiasmus oculeus*

Gallinula c. chloropus (L.):

DOLLFUS 1948 [Richelieu (France)]. *Hyptiasmus (Hyptiasmus) brumpti*

CYCLOCOELUM (HYPTIASMUS) MAGNIPROLES Witenberg

C H A R A D R I I

Himantopus h. himantopus (L.) [syn. *Himantopus candidus*]:

WITENBERG 1928 [Bouches du Jourdain] *Hyptiasmus magniproles*
 DOLLFUS 1948 [Rabat (Maroc)] . . *Hyptiasmus (Hyptiasmus) magniproles*

CYCLOCOELUM (HYPTIASMUS) OMINOSUM Kossack

G R U E S

Grus grus (L.) [syn. *Grus cinerea*]:

KOSSACK 1911 [Mus. de Greifswald] (*Hyptiasmus) ominosus*
 KOSSACK 1911 [Mus. de Berlin ¹] . (*Hyptiasmus) ominosus*
 KOSSACK 1911 [Mus. de Königsberg ²] (*Hyptiasmus) sp.*
 DUBOIS 1930 [Coll. Inst. Zool. Neuchâtel] *Hyptiasmus ominosus*

Grus grus lilfordi Sharpe:

CANAVAN 1934 [Zoo Philadelphie, U.S.A.] *Allopyge undulatus*

CYCLOCOELUM (HYPTIASMUS) SKRJABINI Shakhtakhtinskaja

G R U E S

Grus grus (L.):

SHAKHTAKHT. 1951 [Caucase oriental] *Allopyge skrjabini*

¹ N° 2956. Il s'agit du *Monostomum* sp. de StOSSICH (1902, p. 36) [Luckenwalde].

² Il s'agit du *Monostomum* sp. de StOSSICH (1902, p. 34).

CYCLOCOELUM (HYPTIASMUS) ANTIGONES (S. J. Johnston)

G R U E S

Grus r. rubicunda (Perry) [syn. *Antigone australasiana*]:

S. J. JOHNSTON 1913 [Queensland] *Allopyge antigones*

CYCLOCOELUM (HYPTIASMUS) ELONGATUM Harrah

P A S S E R E S

Cyanopica cyana cyana (Pall.):

HARRAH 1921 [Chine] *Cyclocoelum elongatum*

Urocissa erythrorhyncha (Bodd.):

TANG 1941 [Fou-kien] *Cyclocoelum (P.)
elongatum*

Urocissa flavirostris cucullata Gould:

BHALERAO 1935 [Inde] *Cyclocoelum sharadi*

Pica pica (L.):

TIMON-DAVID 1950 [France (8 cas =
12%)] *Cycl. (Pseudhyptiasmus)
dolljusi*

Dumetella carolinensis (L.):

ZELIFF 1943 [Adams County, Pa.] . *Cyclocoelum dumetellae*

Myophonous temmincki eugenei Hume:

HOUEMER 1938 [Indochine] . . . *Cyclocoelum elongatum*

P I C I

Megalaima z. zeylanica (Gm.):

PRUDHOE 1944 [Ceylan] *Cyclocoelum bivesiculatum*

G A L L I

Gallus lafayetti Less.:

FERNANDO 1950 [Ceylan] *Cycl. (Pseudhyptiasmus)
sinhaladvipa*

CYCLOCOELUM (HYPTIASMUS) VAGUM Morishita

G A L L I

Chrysolophus pictus (L.):MORISHITA 1924 [Japon] *Cyclocoelum vagum**Syrnaticus soemmerringi scintillans* (Gould) [syn. *Phasianus scintillans*]:MORISHITA 1924 [Japon] *Cyclocoelum distomatum*

OPHTHALMOPHAGUS SINGULARIS Stossich

R A L L O I D E A

Porzana pusilla (Pall.):STOSSICH 1902 [Mus. de Vienne] . . . *Ophthalmophagus
singularis**Rallus aquaticus* L.:WITENBERG 1926 [Don inférieur] . . . *Ophthalmophagus nasicola*

C H A R A D R I I

Charadrius alexandrinus dealbatus (Swinhoe):YAMAGUTI 1934 [Japon] *Ophthalmophagus
charadrii**Charadrius dubius curonicus* Gm.:YAMAGUTI 1939 [Japon] *Ophthalmophagus nasicola*

A N S E R E S (?)

« Wilde Ente » (?):

WITENBERG 1926 [Turkestan russe] *Ophthalmophagus
massinoi*

OPHTHALMOPHAGUS OCULOBIUS (Cohn)

C H A R A D R I I

Squatarola squatarola (L.):COHN 1902 [Mus. de Greifswald] . . . *Monostomum oculobium*

OPHTHALMOPHAGUS VARIOLARIS (Fuhrmann)

FALCONES

Rostrhamus sociabilis (Vieill.):

FUHRMANN 1904 [Brésil] *Bothriogaster variolaris*

Rostrhamus sociabilis levis Friedm.:

VIGUERAS 1940 [Cuba (2 cas)] . . . *Spaniometra variolaris*

OPHTHALMOPHAGUS MAGALHÃESI Travassos

ANSERES

Cairina moschata (L.):

TRAVASSOS 1921 [Brésil] *Ophthalmophagus
magalhãesi*

OPHTHALMOPHAGUS SKRJABINIANUS (Witenberg)

ARDEAE

Plegadis falcinellus (L.):

WITENBERG 1926 [Arménie russe] . *Contracoelum
skrjabinianum*

TYPHLOCOELUM CUCUMERINUM (Rudolphi)

Oiseau indéterminé, « *Avis riparia* »:

RUDOLPHI 1809 [Paris] *Distoma cucumerinum*

ANSERES

Anser (Chen) hyperborea Pall.:

GOWER 1938 [Michigan] *Typhlocoelum
cucumerinum*

Anseranas semipalmata (Lath.):

S. J. JOHNSTON 1913 [Queensland] . *Typhlocoelum reticulare*

Anas platyrhynchos L. *fer.*:

GOWER 1938 [Michigan] *Typhlocoelum*
cucumerinum

Anas platyrhynchos L. *dom.*:

MAGALHÃES 1888 [Rio de Janeiro] *Monostoma flavum*
NEUMANN 1909 [Rio de Janeiro] *Typhlocoelum obovale*
SUGIMOTO 1919 [Formose] *Typhlocoelum flavum*
GOWER 1938 [Michigan] *Typhlocoelum*
cucumerinum

Anas rubripes Brewst.:

GOWER 1938 [Michigan] *Typhlocoelum*
cucumerinum

Dendrocygna bicolor (Vieill.) [syn. *D. fulva*]:

BISSERU 1957 [Rhodesia du Nord] *Typhlocoelum*
cucumerinum

Nyroca ferina (L.):

BYCH.-PAWL. 1953 [Sibérie occid.
(1%)] *Typhlocoelum*
cucumerinum

Nyroca fuligula (L.):

MEHLIS 1831 [Clausthal] *Monostomum flavum*
LEUCKART 1842 [Allemagne] *Monostomum asperum*
IVANITZKAJA 1920 [Don inférieur] *Typhlocoelum*
cucumerinum

Nyroca nyroca (Güld.):

BEZUBIK 1956 [Pologne (7%)] *Typhlocoelum*
cucumerinum
WITENBERG 1926 [Don inférieur] *Typhlocoelum*
cucumerinum
BYCH.-PAWL. 1953 [Sibérie occid.
(1 cas)] *Typhlocoelum*
cucumerinum

Nyroca marila (L.):

MEHLIS 1831 [Clausthal] *Monostomum flavum*
MÜHLING 1898 [Rossitten] *Monostomum flavum*
COHN 1904 [Mus. de Greifswald] *Typhlocoelum flavum*

Nyroca americana (Eyton):

WILLEY 1930 [Maryland] *Typhlocoelum flavum*

Nyroca affinis (Eyton):

MANTER et WILLIAMS 1928 [Lincoln,
Neb. (1 cas)] *Typhlocoelum*
cucumerinum

Clangula hyemalis (L.) [syn. *Harelda glacialis*]:

KOSSACK 1911 [Mus. de Greifswald] *Typhlocoelum*
cucumerinum

Melanitta fusca (L.):

MEHLIS 1831 [Clausthal] *Monostomum flavum*
COHN 1904 [Mus. de Greifswald] *Typhlocoelum flavum*

Somateria mollissima (L.):

MEHLIS 1831 [Clausthal] *Monostomum flavum*

Spatula clypeata (L.):

MANTER et WILLIAMS 1928 [Lincoln,
Neb.] *Typhlocoelum*
americanum
LAL 1936 [Lucknow (Inde)] *Typhlophilus shovellus*
BYCH.-PAWL. 1953 [Sibérie occid.
(23,7%)] *Typhlocoelum*
cucumerinum

Cairina moschata (L.):

TRAVASSOS 1921 [Rio de Janeiro] *Typhlocoelum obovale*

Plectropterus gambensis (L.):

DUBOIS 1930 [Afrique du Sud] *Typhlocoelum gambense*

Sarkidiornis melanota (Penn.):

MÉGNIN 1890 [Autun (France)] *Monostoma*
sarcidiornicola
BISSERU 1957 [Rhodesia du Nord] *Typhlocoelum*
cucumerinum

Mergus serrator L.:

DIESING 1850 [Allemagne] *Monostomum flavum*

« Wilde Ente »

WITENBERG 1926 [Russie du Nord ¹] *Typhlocoelum cucumerinum*

TYPHLOCOELUM SISOWI (Skrjabin) comb. nov.

A N S E R E S

Anser (Chen) hyperborea Pall.:

GOWER 1938 [Michigan] *Typhlocoelum cymbium*

Anas platyrhynchos L. *fer.*:

SKRJABIN 1913 [Turkestan russe] *Tracheophilus sisowi*
 IVANITZKAJA 1920 [Don inférieur] *Tracheophilus sisowi*
 WITENBERG 1926 [Don inférieur
 (5 cas)] *Tracheophilus sisowi*
 SZIDAT 1928 [Rossitten ²] *Tracheophilus sisowi*
 GOWER 1938 [Michigan] *Typhlocoelum cymbium*
 BEAUDETTE 1939 [Etats-Unis ³] *Typhlocoelum cymbium*
 KRULL 1940 [Logan (Utah)] *Typhlocoelum cymbium*
 DUBOIS 1951 [U.S.A., Coll. SCHILLER] *Tracheophilus sisowi*
 BEZUBIK 1956 [Pologne (2%)] *Tracheophilus cymbium*

Anas platyrhynchos L. *dom.*:

SKRJABIN 1913 [Paris] *Tracheophilus sisowi*
 SUGIMOTO 1919 [Formose] *Typhlocoelum hepaticum*
 SZIDAT 1928 [Rossitten ²] *Tracheophilus sisowi*
 BAUDET 1929 [Hollande] *Tracheophilus sisowi*
 MORISHITA 1929 [Formose] *Tracheophilus sisowi*
 SZIDAT 1932 [Pillkopen (Prusse
 orient.)] *Tracheophilus sisowi*
 GOWER 1938 [Michigan] *Typhlocoelum cymbium*
 HOUEMER 1938 [Indochine] *Typhlocoelum cymbium*
 CABALLERO 1939 [Mexique] *Tracheophilus sisowi*

¹ Trois exemplaires récoltés dans la trachée d'un Canard sauvage par le Dr I. KRSCHIPOFF.

² SZIDAT trouve plus du 50% des Canards infestés.

³ Nous n'avons pu consulter l'ouvrage de BEAUDETTE pour indiquer le nombre de cas.

- YAMAGUTI et MITUNAGA 1943 [Formose] *Tracheophilus sisowi*
- BYCH.-PAWL. 1953 [Sibérie occid. (13%)] *Tracheophilus cymbium*
- RIJKOV 1956 [Russie] *Tracheophlyus sisowi*
- Anas acuta* L.:
- MANT. et WILL. 1928 [Lincoln, Neb. (3 cas = 23%)] *Tracheophilus sisowi*
- BYCH.-PAWL. 1953 [Sibérie occid. (7,5%)] *Tracheophilus cymbium*
- Anas rubripes* Brewst.:
- GOWER 1938 [Michigan] *Typhlocoelum cymbium*
- Anas strepera* L.:
- BYCH.-PAWL. 1953 [Sibérie occid. (2,1%)] *Tracheophilus cymbium*
- Netta rufina* (Pall.):
- Coll. E. ANDRÉ [Genève] *Tracheophilus sisowi*
- Nyroca ferina* (L.):
- BYCH.-PAWL. 1953 [Sibérie occid. (2,1%)] *Tracheophilus cymbium*
- Spatula clypeata* (L.):
- BYCH.-PAWL. 1953 [Sibérie occid. (3,8%)] *Tracheophilus cymbium*
- Canard sp.
- HOUEMER 1938 [Tonkin]¹ *Typhlocoelum cymbium*

P O D I C I P E D E S

Podilymbus podiceps (L.):

- STUNKARD 1934 [New York (1 ex.)] *Typhlocoelum cymbium*

¹ Coll. Institut de Zoologie, Université de Neuchâtel.

NEIVAIA CYMBIUM (Diesing) comb. nov.

CHARADRII (?)

« *Himantopus wilsonii* Temm. »¹:

DIESING 1850 [Brésil] *Monostomum cymbium*

ANSERES

« Marreco selvageni » (Anatidés):

TRAVASSOS 1921 [Brésil] *Typhlocoelum neivai*

RÉSUMÉ

Tous les Cyclocoeliens, en raison de leur grande similitude, sont attribués à la seule et unique famille des *Cyclocoelidae* Kossack 1911 et répartis en *Cyclocoelinae* Stossich 1902 et *Typhlocoelinae* Harrah 1922. Leur taxinomie est donc simple, comme la concevaient les premiers auteurs.

La sous-famille des *Cyclocoelinae* comprend les genres *Cyclocoelum* Brandes 1892 et *Ophthalmophagus* Stossich 1902. D'après les rapports topographiques des gonades, qui sont plus constants que la disposition des anses utérines (cf. p. 70), le genre *Cyclocoelum* est divisé en trois sous-genres: *Cyclocoelum* Witenberg 1928, *Haematotrephus* Stossich 1902 et *Hyptiasmus* Kossack 1911.

La sous-famille des *Typhlocoelinae* est constituée par les genres *Typhlocoelum* Stossich 1902 et *Neivaia* Travassos 1929.

Monostomum cymbium Diesing 1850 est distinct de *Tracheophilus sisowi* Skrjabin 1913, avec lequel il a toujours été identifié. Le premier, privé de diverticules intestinaux, est transféré dans le genre *Neivaia* Travassos 1929, dont le type, *N. neivai* Travassos

¹ DOLLFUS (1948, p. 187, note 5) fait remarquer qu'il n'y a pas d'*Himantopus* de ce nom spécifique (qui est manuscrit de TEMMINCK au Musée de Vienne). Il s'agirait, selon lui, soit de *Gallinago delicata* (Ord) [= *Scolopax wilsoni* Temm.], soit de *Charadrius wilsonia* Ord (dont la sous-espèce *cinnamomina* Ridgway existe au Brésil).

1921, lui devient synonyme: il doit donc être nommé *Neivaia cymbium* (Diesing) comb. nov. Le second, pourvu de diverticules intestinaux, est attribué au genre *Typhlocoelum* Stossich 1902; distinct du type, *T. cucumerinum* (Rudolphi 1809), il est nommé *Typhlocoelum sisowi* (Skrjabin) comb. nov.

Une liste des 31 espèces valables est dressée à la page 75; une d'entre elles est nouvelle: *Cyclocoelum (Haematotrephus) gendrei* (voir diagnose p. 95). La synonymie des genres et des sous-genres est établie page 76; celle des espèces est déduite des tableaux I à V (pp. 78-87). Les caractères spécifiques sont énumérés dans de brèves diagnoses (pp. 88 à 109), et une nouvelle clé de détermination est proposée (pp. 110 à 117). Suivent quelques considérations sur la spécificité parasitaire et des listes d'hôtes par espèces de Cyclocoelidés, destinées à démontrer cette propriété biologique.

BIBLIOGRAPHIE

- ARNSDORFF, A. 1908. *Monostomum vicarium n. sp.* Zbl. Bakt. Jena, Abt. I Orig. 47: 362-366.
- BAUDET, E. A. R. F. 1929. * *Tracheophilus sisowi* Skrjabin 1923, een *Monostomum*soort bij eenden. Tijdschr. v. Diergeneesk. 56. 3 p.
- BEAUDETTE, F. R. 1939. * *Flukes in the respiratory tract of ducks.* J. Amer. Veter. Med. Assoc. 94: 44.
- BEZUBIK, B. 1956. *Materials to the helminthofauna of aquatic birds of Poland.* Acta Parasit. Polon. 6: 59-88.
- 1956. *The helminthfauna of wild ducks (subfam. Anatinae).* Ibid. 6: 407-510.
- BHALERAO, G. D. 1935. *On two new Monostomes (Trematoda) from avian hosts in British India.* Indian J. Veter. Sci. Anim. Husb. 5: 1-15.
- 1937. *On Pneumotrema travassosi, gen. et sp. n. and two other Trematode parasites from the animals dying in the Zoological Society's Gardens during 1936-37.* Proc. Zool. Soc. London, sér. B, part 3: 365-369.
- BISSERU, B. 1957. *On three known Trematodes from African Birds, with notes on the genera Typhlocoelum, Paryphostomum and Petasiger.* J. Helminth. London 31: 173-186.
- BRANDES, G. 1892. *Revision der Monostomiden.* Zbl. Bakt. Jena 12: 504-511.

* Nous n'avons pas consulté les ouvrages dont le titre est précédé d'un astérisque.

- BRAUN, M. 1891. *Verzeichniss von Eingeweidewürmer aus Mecklenburg*. Archiv der Freunde der Naturgesch. in Mecklenburg 45: 97-117.
- 1899. *Über Distomum cucumerinum Rud.* Zool. Anz. Leipzig 22: 465-468.
- BYCHOWSKAJA-PAWLOWSKAJA, I. E. 1953. *La faune des Trématodes d'Oiseaux de la Sibérie occidentale et sa dynamique*. Recueil Parasit. Inst. Zool. Acad. Sci. U.R.S.S. 15: 5-116 (en russe).
- CABALLERO, E. 1939. *Acerca de la presencia de Tracheophilus sisowi Skrjabin, 1913, en los patos domesticos de Mexico y algunas consideraciones sobre las especies hasta hoy conocidas de este genero*. Anales Inst. Biol. México 10: 269-273.
- & FLORES-BARROETA, L. 1952. *Presencia de Cyclocoelum mutabile (Zeder, 1800) Stossich, 1902 en las aves acuáticas de México*. Rev. Ibér. Parasitol. Granada 12: 297-300.
- CANAVAN, W. P. N. 1934. *On a Trematode Allopyge undulatus n. sp. parasitic in Lilford's crane (Megalornis grus lilfordi)*. Parasitology, Cambridge 26: 117-120.
- CHATTERJI, P. N. 1958. *On a new avian Trematode of the genus Cyclocoelum Brandes, 1892*. J. Parasit. Urbana 44: 559-565.
- COHN, L. 1902. *Mittheilungen über Trematoden*. Zool. Anz. Leipzig 25: 712-718.
- 1904. *Helminthologische Mitteilungen II*. Archiv f. Naturgesch. Berlin 70: 229-252.
- CREPLIN, Fr. Chr. H. 1829. *Novae observationes de entozois*. iv+134 p. +2 p. (index), Berolini.
- DIESING, C. M. 1850. *Systema Helminthum*. I, xvi+680 p., Vindobonae.
- 1855. *Neunzehn Arten von Trematoden*. Denkschr. K. Akad. Wissensch., Wien, Math.-naturw. Cl. 10: 59-70.
- DOLLFUS, R.-Ph. 1948. *Sur deux Monostomes (Cyclocoelidae) pourvus d'une ventouse ventrale. Observations sur la classification des Cyclocoeloidea Albert Henry 1923, liste de leurs hôtes, répartition géographique*. Ann. Parasitol. Paris 23: 129-199.
- DOUBININE, W. B. 1938. * *Changements de la parasitofaune de Plegadis falcinellus L. provoqués par l'âge et la migration de l'hôte*. Trav. Réserve d'Etat Astrakan, Moscou, 2: 114-212.
- DUBOIS, G. 1930. *Description de deux nouvelles espèces de Cyclocoelidae, suivie d'une note sur Hyptiasmus ominosus (Koss.)*. Rev. suisse Zool. 37: 385-395.
- 1951. *Etude des Trématodes nord-américains de la Collection E. L. Schiller et revision du genre Notocotylus Diesing, 1839*. Bull. Soc. neuch. Sc. nat. 74: 41-76.

- FERNANDO, W. 1950. *Cyclocoelum (Pseudhyptiasmus) sinhaladvipa, sp. nov., a parasite from the nasal sinus of the Ceylon Jungle Fowl (Gallus lafajetti)*. Ceylon J. Sci. (B) 24: 127-129.
- FUHRMANN, O. 1904. *Neue Trematoden*. Zbl. Bakt. Jena, Abt. I Orig. 37: 58-64.
- GINETZINSKAJA, T. A. 1947. *Sur la ventouse rudimentaire de Cyclocoelum microstomum (Trematodes)*. C. R. Acad. Sci. U.R.S.S. 58: 509-512 (en russe).
- 1949. *The life-cycle of the trematode Cyclocoelum microstomum (Creplin, 1829)*. *Ibid.* 66: 1219-1222 (en russe).
- GOWER, W. C. 1938. * *Studies on the trematode parasites of Ducks in Michigan with special reference to the Mallard*. Agric. Experiment. Station Mich. State Coll. Agric. a. Applied Sci., Sections of Bacteriol. a. Zool. Memoir 3. 94 p., East Lansing.
- HANNUN, C. A. & WILSON, B. E. 1934. *Uvitellina macroisophaga n. sp. from the Kildeer*. Trans. Amer. micr. Soc. Menasha 53: 245-250.
- HARRAH, E. C. 1921. *Two new Monostomes from Asia*. J. Parasit. Urbana 7: 162-165.
- 1922. *North American Monostomes*. Illinois Biol. Monogr. 7: 219-328.
- HOUEDEMER, E. F. 1938. *Recherches de Parasitologie comparée indochinoise*. 235 p., Paris.
- IVANITZKAJA, V. V. 1920. * *Vogeltrematoden der Respirationsorgane aus dem Dongebiet (Russland)*. Trav. Inst. Vétér. du Don, Novotcherkassk I: 12 p. (en russe).
- JOHNSTON, S. J. 1913. *On some Queensland Trematodes, with anatomical observations and descriptions of new species and genera*. Quarterly J. Micr. Sci. (n. s.) 59: 361-400.
- 1916. *On the Trematodes of Australian Birds*. J. of Proc. Royal Soc. N. S. Wales 50: 187-261.
- JOHNSTON T. H. & SIMPSON, E. R. 1940. *The anatomy and life history of the Trematode Cyclocoelum jaenschi n. sp.* Trans. Royal Soc. South Australia 64: 273-278.
- JOYEUX, Ch. & BAER, J.-G. 1927. *Note sur les Cyclocoelidae (Trématodes)*. Bull. Soc. zool. de France 52: 416-434.
- KALANTARIAN, E. V. 1925. * *Contribution à la connaissance des Trématodes d'Oiseaux des environs d'Erivan*. Trav. Inst. Trop. d'Arménie. Erivan 1925: 2 p. (en russe).
- KHAN, M. H. 1935. *On eight new species of the genus Cyclocoelum Brandes from North Indian Snipes*. Proc. Acad. Sci., U. P. India, 4: 342-370.
- KOSSACK, W. 1911. *Über Monostomiden*. Zool. Jahrb., Jena, Abt. Syst. 31: 491-590.

- KRULL, W. H. 1940. *Notes on Typhlocoelum cymbium (Diesing, 1850); Cyclocoelidae*. Trans. Amer. micr. Soc. Menasha 59: 290-293.
- KURISU, Y. 1932. *Studien an Trematoden die in Japan an Hühnern als Endwirten schmarotzen*. Kumamoto Igakkwai Zasshi 8: 283-298 (résumé allemand, 1 p.).
- LAHILLE, F. 1918. *Nota sobre « Monostoma mutabile » y la clasificación general de los Trematodes*. Physis (Rev. Soc. Argentina Cienc. nat.) 4: 328-331.
- LAL, M. B. 1936. *A new genus of Trematodes of the sub-family Typhlocoelinae from the Shoveller Duck, Spatula clypeata*. Proc. Indian Acad. Sci. 4: 45-51.
- 1939. *Studies in Helminthology. Trematode parasites of Birds*. *Ibid.* 10: 411-200.
- LARIOS, I. 1944. *Una especie del genero Cyclocoelum encontrada en Fulica americana del Lago de Texcoco, Mex.* Anales Inst. Biol. México 15: 375-378.
- LEIDY, J. 1887. *Notice on some parasitic worms*. Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia 39: 20-24.
- LEUCKART, F. S. 1842. *Zoologische Bruchstücke. III. Helminthologische Beiträge*. 60 p., Freiburg im Brisgau.
- LINSTOW, O. von. 1883. *Nematoden, Trematoden und Acanthocephalen, gesammelt von Prof. Fedtschenko in Turkestan*. Archiv f. Naturgesch. Berlin 49: 274-314.
- LOOSS, A. 1899. *Weitere Beiträge zur Kenntniss der Trematoden-Fauna Aegyptens, zugleich Versuch einer natürlichen Gliederung des Genus Distomum Retzius*. Zool. Jahrb., Jena, Abt. Syst. 12: 521-784.
- MACCALLUM, G. A. 1921. *Studies in Helminthology*. Zoopathologica, New York, 1: 137-284.
- MACKO, J. K. 1956. * *Über die Trematodenfauna von Wasserhühnern (Fulica atra L.)*. Biológica, Bratislava 11: 530-540.
- MANTER, H. W. & WILLIAMS, O. L. 1928. *Some Monostomes from North American Birds*. Trans. Amer. micr. Soc. Menasha 47: 90-93.
- MÉGNIN, J.-P. 1890. *Un parasite nouveau et dangereux de l'Oie cabouc (Sarcidiornis melanota)*. C. R. Soc. Biol. Paris 42: 87-90.
- MEHLIS, Ed. 1831. *Novae observationes de entozois. Auctore Dr. Fr. Chr. H. Creplin*. Isis (Oken), Leipzig, Heft I, p. 68-99, II, p. 166-199.
- MONTICELLI, F. S. 1892. *Studi sui Trematodi Endoparassiti. Monostomum cymbium Diesing. Contribuzione allo studio dei Monostomidi*. Mem. R. Accad. Sci. Torino, Cl. Sci. Fis., Mat. e Nat. 42: 683-727.

- MORISHITA, K. 1924. * *On the Trematodes of the genus Cyclocoelum obtained in Japan, with notes on the phylogeny of the Monostomous Trematodes*. Dobutsu Gaku Zasshi 36: 89-104.
- 1924. *Notes on two new Monostomes with rudimentary ventral suckers*. J. Parasit. Urbana 10: 158-164.
- 1929. *Some avian Trematodes from Japan, especially from Formosa; with a reference list of all known Japanese species*. Annot. Zool. Japon. 12: 143-173.
- MÜHLING, P. 1898. *Die Helminthen-Fauna der Wirbeltiere Ostpreussens*. Archiv. f. Naturgesch. Berlin 64: 1-118.
- NEUMANN, L.-G. 1909. *Parasites et maladies parasitaires des Oiseaux domestiques*. vi+230 p., Paris.
- NICOLL, W. 1914. *The trematode parasites of North Queensland II. Parasites of Birds*. Parasitology, Cambridge 7: 105-126.
- NOBLE, A. E. 1933. *Two new Trematodes from the American Coot*. Trans. Amer. micr. Soc. Menasha 52: 353-360.
- PANOVA, L. G. 1927. *Die Helminthologie in Kasakstan*. Sammlung helminthologischer Arbeiten Prof. Dr. K. I. Skrjabin von seinen Schülern gewidmet, p. 121-137, Moskau (en russe).
- PARONA, C. 1896. *Note interno agli Elminti del Museo zoologico di Torino*. Boll. Mus. Zool. Anat. compar. R. Univ. Torino 11: 1-6.
- PÉREZ VIGUERAS, I. 1940. *Notas sobre algunas especies nuevas de Trematodos y sobre otras poco conocidas*. Rev. Univ. Habana N° 28-29, 28 p.
- 1955. *Contribucion al conocimiento de la fauna helmintologica cubana*. Mem. Soc. Cubana Hist. Nat. 22: 24-71.
- PONT, A. M. del. 1926. *Contribucion al estudio de los zoopárasitos de los animales salvajes*. Semana medica, Buenos Aires, N° 26, 24 p.
- PRUDHOE, S. 1944. *On some Trematodes from Ceylon*. Ann. Mag. nat. Hist. (ser. 11) 11: 1-13.
- RAILLIET, A. 1898. *Sur une épizootie vermineuse sévissant sur des oies et attribuée à tort au Monostomum mutabile*. Arch. Parasit. Paris 1: 627-628.
- RIJKOV, K. M. 1956. *Faune helminthologique des canards piscivores des bassins d'élevage*. Trud. gel'mint. Lab. Mockba 8: 112-130 (en russe).
- RUDOLPHI, C. A. 1819. *Entozooram synopsis, cui accedunt mantissa duplex et indices locupleitissimi*. x+811 p., Berolini.
- SEMENOV, V. D. 1927. *Vogeltrematoden des westlichen Bereiches der Union S.S.R.* Sammlung helminthologischer Arbeiten Prof. Dr. K. I. Skrjabin von seinen Schülern gewidmet, p. 221-271, Moskau (en russe).

- SHAKHTAKHTINSKAJA, Z. 1951. *A new Trematode Allopyge skrjabini nov. sp. from the orbit of the grey crane*. Trud. gel'mint. Lab. Moeckba 5: 165-167 (en russe).
- SHTROM, J. K. 1935. * *Sur la faune des Trématodes du Tadjikistan*. Tadjik. Complex Exped. in 1923. Fasc. X. Materials on the Parasitology and on the Fauna of the South of Tadjikistan, p. 219-254. Moscow.
- SIEBOLD, C. T. von. 1835. *Helminthologische Beiträge*. Archiv. f. Naturgesch. Berlin 1: 45-84.
- SKRJABIN, K. I. 1913. *Tracheophilus sisowi n. g. n. sp. Ein Beitrag zur Systematik der Gattung Typhlocoelum Stossich und der verwandten Formen*. Zbl. Bakt. Jena, Abt. 1 Orig. 69: 90-95.
- 1913. *Vogeltrematoden aus Russisch Turkestan*. Zool. Jahrb., Jena, Abt. Syst. 35: 351-388.
- STOSSICH, M. 1891. *Elminti veneti raccolti dal Dr Alessandro Conte de Ninni. Seconda serie*. Boll. Soc. Adriat. Sci. nat. Trieste 13: 109-116.
- 1896. *Ricerche elmintologiche*. *Ibid.* 17: 121-136.
- 1901. *Osservazioni elmintologiche*. *Ibid.* 20: 89-104.
- 1902. *Il Monostomum mutabile Zeder e le sue forme affini*. *Ibid.* 21: 1-40.
- STUNKARD, H. W. 1929. *The parasitic worms collected by the American Museum of Natural History Expedition to the Belgian Congo 1909-1914. Part I. — Trematoda*. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 58: 233-289.
- 1934. *The life history of Typhlocoelum cymbium (Diesing, 1850) Kossack, 1911 (Trematoda, Cyclocoelidae). A contribution to the phylogeny of the Monostomes*. Bull. Soc. zool. France 59: 447-466.
- SUGIMOTO, M. 1919. * *List of zoöparasites of the domesticated animals in Formosa*. Dept. of Agric. Bull. 133. Government Res. Inst., Taihoku, Formosa.
- SZIDAT, L. 1928. *Studien an einigen seltenen Parasiten der Kurischen Nehrung*. Z. Parasitenk. Berlin 1: 331-344.
- 1932. *Zur Entwicklungsgeschichte der Cyclocoeliden. Der Lebenszyklus von Tracheophilus sisowi Skrj. 1923*. Zool. Anz. Leipzig 100: 205-243.
- 1932. *Parasiten aus Liberia und Französisch-Guinea. II. Teil: Trematoden*. Z. Parasitenk. Berlin 4: 506-521.
- 1933. *Über die Entwicklung und den Infektionsmodus von Tracheophilus sisowi Skrj., eines Luftröhrenschmarotzers der Enten aus der Trematodenfamilie der Zyklozöliden*. Tierärztl. Rundschau 39: 1-15.
- TANG, C. C. 1941. *Contribution to the knowledge of the Helminth Fauna of Fukien. Part I. Avian, Reptilian and Mammalian Trematodes*. Peking Nat. Hist. Bull. 15: 299-316.

- TIMON-DAVID, J. 1950. *Un Cyclocoelidé nouveau dans les sacs aériens de la Pie, Cyclocoelum (Pseudhyptiasmus) Dollfusi nov. sp.* Bull. Soc. Zool. France 75: 243-246.
- 1953. *Recherches sur les Trématodes de la Pie en Provence.* Ann. Parasitol. Paris 28: 217-288.
- 1955. *Cycle évolutif d'un Trématode Cyclocoelidé: Pseudhyptiasmus dollfusi Timon-David 1950. Recherches expérimentales.* Ibid. 30: 43-61.
- 1957. *Nouvelles recherches expérimentales sur le cycle évolutif du Trématode Pseudhyptiasmus dollfusi Timon-David (Digena, Cyclocoelidae).* C. R. Soc. Biol. Paris 151: 592-594.
- TRAVASSOS, L. 1921. *Contribuição ao conhecimento dos Cyclocoelidae brasileiros.* Brazil Medico 35: 121-123.
- 1929. *Notas sobre Cyclocoelidae.* Inst. Oswaldo Cruz, Suppl. das Memorias, N° 6, p. 54.
- TSENG, S. 1930. *Un nouveau Monostome de la Chine: Cyclocoelum (Uvitellina) dollfusi n. sp.* Ann. Parasitol. Paris 8: 254-258.
- TUBANGUI, M. A. 1932. *Trematode parasites of Philippine Vertebrates, V. Flukes of Birds.* Philip. J. Sci. 47: 369-404.
- 1933. *Trematode parasites of Philippine Vertebrates, VI. Descriptions of new species and classification.* Ibid. 52: 167-197.
- VAN BENEDEN, P.-J. 1858. *Mémoire sur les vers intestinaux.* Suppl. C. R. Acad. Sci. Paris 2: 1-376.
- WEDL, C. 1857. *Anatomische Beobachtungen über Trematoden.* Sitzungsber. K. Akad. Wiss. Wien. Math.-Naturwiss. Cl. 26: 241-278.
- WILLEY, C. H. 1935. *The excretory system of the Trematode Typhlocoelum cucumerinum, with notes on lymph-like structures in the family Cyclocoelidae.* J. Morphology 57: 461-471.
- WITENBERG, G. 1923. *The Trematode of the family Cyclocoeliidae and a new principle of their systematic.* Helminthofauna Rossica. Helminthol. Div. Inst. Exper. Veter. Med. Moscow, 61 p.
- 1926. *Die Trematoden der Familie Cyclocoelidae Kossack 1911. Beitrag zur Kenntnis der Helminthenfauna Russlands.* Zool. Jahrb., Jena, Abt. Syst. 52: 103-186.
- 1928. *Notes on Cyclocoelidae.* Ann. Mag. nat. Hist. (ser. 10) 2: 410-417.
- YAMAGUTI, S. 1933. *Studies on the Helminth Fauna of Japan. Part 1. Trematodes of Birds, Reptiles and Mammals.* Japan. J. Zool. 5: 1-134.
- 1934. *Ibid. Part 3. Avian Trematodes II.* Ibid. 5: 543-583.
- 1939. *Ibid. Part 25. Trematodes of Birds IV.* Ibid. 8: 129-210.
- 1958. *Systema Helminthum. Volume I. The Digenetic Trematodes of Vertebrates.* xi + 1575 p., New-York-London.
- & MITUNAGA, Y. 1943. *Trematodes of Birds from Formosa, I.* Trans. Nat. Hist. Soc. Taiwan 33: 312-329.

- ZEDER, J. G. H. 1800. *Erster Nachtrag zur Naturgeschichte der Eingeweidewürmer von Johann, August, Ephraim Goeze, mit Zusätzen und Anmerkungen herausgegeben von D. Johann Georg Heinrich Zeder.* xx+320 p., Leipzig.
- ZELIFF, C. C. 1943. *A new species of Cyclocoelum, a trematode from the catbird.* J. Wash. Acad. Sci. 33: 255-256.
- 1946. *A new species of Cyclocoelum (a Trematode) from the Eastern Solitary Sandpiper.* The Ohio J. Sci. 46: 340-342.

ADDENDUM

- GUPTA, N. K. 1958. *On a new Trematode of the genus Haematotrephus Stossich, 1902 from the air sac of Lobivanellus indicus (Boddaert) in India.* Res. Bull. Panjab Univ., Zool. n° 144: 107-111.

Dans ce travail, l'auteur décrit un « *Haematotrephus (Haematotrephus) lobivanelli* n. sp. », qui n'est autre que *Cyclocoelum (Haematotrephus) lanceolatum* (Wedl 1858): longueur du Ver 8,93-9,31 mm; diamètre du pharynx 300-350/350-380 μ ; œufs à *coque fine*, 120-160/53-72 μ . Pore génital opisthopharyngien. Anses utérines débordant les branches de l'intestin et les vitellogènes pour envahir les champs extracaecaux, s'infléchissant de plus en plus vers l'arrière, les dernières, de chaque côté, enveloppant les gonades. Vitellogènes latéraux, à petits follicules longeant le bord externe des branches de l'intestin. (L'auteur n'observe pas leur confluence.)

Hôte: *Lobivanellus indicus* (Bodd.).

TRAVAUX DE L'INSTITUT DE ZOOLOGIE ET D'ANATOMIE COMPARÉE
DE L'UNIVERSITÉ DE GENÈVE. *Directeur*: Professeur E. GUYÉNOT

Développement de la crête chez la femelle du Triton

(Actions endocrines et déviation du nerf)

par

V. KIORTSIS

Travail exécuté et publié grâce à une subvention de la
« Fondation Georges et Antoine Claraz,
instituta et curata Johannis Schinz professoris auspiciis ».

Avec 1 tableau et 4 figures dans le texte.

INTRODUCTION

Le dimorphisme sexuel accentué du Triton à crête (*Triturus cristatus* Laur.) est connu. Parmi ses nombreux caractères sexuels différentiels, il y en a un de remarquable: la crête dorsale du mâle. Parcourant la ligne médiane, de l'arrière du museau jusqu'à la naissance de la queue, ce repli tégumentaire, à bord irrégulièrement dentelé, présente un développement cyclique. Au moment de la reproduction (printemps), il peut atteindre 10 mm ou plus; il regresse ensuite et n'a alors que 1 à 2 mm, taille qu'il conserve durant toute la période du repos sexuel, pour accroître à nouveau l'année suivante.

Chez les animaux impubères mâles, la crête apparaît, déjà quelques mois après la métamorphose, comme une élévation rudimentaire de couleur jaune. Cet organe rentre donc dans le cadre des caractères sexuels prépubéraux (ARON). Les femelles impubères n'ont, à la place, qu'un sillon étroit, également pigmenté en jaune. Quant à la femelle adulte, son aspect est semblable à

celui de la femelle impubère. La dépression médiodorsale jaune, à mesure que l'animal avance en âge, s'assombrit, pour devenir presque noire.

La captivité, le jeûne, la castration, ont pour conséquence une régression de la crête, régression à tous points analogue à celle observée pendant le repos sexuel. En revanche, l'administration de l'hormone mâle, sous quelque forme que ce soit, favorise la croissance de la crête chez les individus au repos et les castrats. Toutefois, ce développement induit n'arrive jamais au maximum atteint lors de l'activité sexuelle saisonnière (FLEISCHMANN et KANN; BEAUNE et FALK).

L'ovariotomie de la femelle ne conduit pas à la formation d'une crête dorsale. La femelle castrée garde à cet égard l'aspect qu'elle avait avant la castration. L'ovaire ne semble pas exercer une action inhibitrice quelconque sur le développement de la crête. Il n'y a pas, chez le Triton, de type « neutre » (DE BEAUMONT).

La crête dorsale du mâle peut régénérer après amputation (KAMMERER, BRESKA). Bien plus, elle constitue, avec une étroite bande de tissu, de part et d'autre de sa base, un territoire de régénération (GUYÉNOT et SCHOTTÉ, BOVET). On en démontre l'existence par la déviation, à cet endroit, d'un tronc nerveux. Il s'y produit une prolifération locale qui a les caractéristiques morphologiques et histologiques d'une crête.

GUYÉNOT et SCHOTTÉ, ont remarqué que la présence d'un nerf sur la ligne médiodorsale de la femelle produit les mêmes effets que chez le mâle: accroissement tégumentaire local et formation d'une petite crête.

MILOJEVIC et coll. confirmèrent ces observations et réussirent à provoquer une prolifération locale analogue par un simple fil de soie passé sous la peau. Néanmoins cette dernière expérience n'a pu être confirmée par DE BEAUMONT. D'ailleurs ses propres auteurs ne lui attribuent pas une signification excessive.

Il semble donc que la femelle adulte du Triton, ne possédant pas de crête dorsale et n'en produisant pas après castration, est capable de réagir à la stimulation locale et banale d'un nerf en formant un organe qui, normalement, est l'apanage exclusif du mâle.

Dans l'étude des territoires de régénération du triton en rapport avec divers facteurs morphogènes, étude que je poursuis depuis

quelques années, il m'a paru intéressant de réexaminer ce problème et d'approfondir certains de ses aspects :

- 1° Vérifier et étendre les quelques observations antérieures indiquant la possibilité d'induction d'une crête chez la femelle après déviation d'un nerf.
- 2° M'assurer que cette prolifération locale induite est bien une crête, donc un caractère sexuel, réagissant favorablement à l'action de l'hormone mâle.
- 3° Etudier l'influence de l'hormone mâle, de la castration, puis des deux facteurs combinés sur l'évolution de cette formation.
- 4° Comparer dans ces conditions le comportement de l'accroissement tégumentaire provoqué par le nerf avec le reste du territoire « crête » de la femelle et avec les formations analogues induites chez le mâle.

Mon maître, M. le professeur E. Guyénot — dont je ne fais que suivre modestement l'œuvre dans ce domaine — m'a accordé, en plus des ressources de son laboratoire, une aide personnelle généreuse. Qu'il soit assuré de ma reconnaissance et de mon dévouement.

Pour la partie quantitative de cette étude j'ai profité des conseils du Service de statistique du professeur Linder et en particulier de ceux de son assistante M^{lle} Verena Uehlinger, que je remercie vivement.

EXPÉRIENCES

La méthode par laquelle ce problème a été abordé n'est, peut-être, pas très orthodoxe du point de vue endocrinologique. Pour simplifier, seuls les éléments qui intéressaient directement cette étude ont été pris en considération. Le rôle de l'hypophyse et les répercussions de la castration et du traitement hormonal sur l'ensemble du système génital ont été délibérément laissés de côté.

Les animaux utilisés formaient 5 lots :

Le premier, composé par un petit nombre de mâles, ayant subit la déviation d'un nerf au niveau de la crête, servait de point de référence.

Les quatre autres lots comprenaient exclusivement des femelles :

- 1° Un premier groupe où l'on a pratiqué seulement la déviation du nerf brachial sur la ligne médiadorsale.
- 2° Un autre groupe où la déviation était suivie d'un traitement local à la méthyl-testostérone.
- 3° Un troisième groupe, où la déviation était précédée d'une ovariectomie bilatérale.
- 4° Un dernier groupe enfin où, à l'ovariectomie et à la déviation d'un nerf, s'ajoutait un traitement hormonal identique à celui du deuxième groupe.

MATÉRIEL — MÉTHODE

Des Tritons adultes (*Triturus cristatus* Laur.) provenant soit du nord de l'Italie, soit des environs de Genève sont utilisés pour ces expériences.

Les opérations ont lieu vers la fin de l'été quand ces animaux sont au repos sexuel.

La technique de la déviation du nerf est celle utilisée par l'école de GUYÉNOT. Dans la règle c'est le nerf brachial inférieur qui est utilisé. On le fait aboutir à la ligne médio-dorsale. Quant à l'ovariectomie, elle est bilatérale mais se fait en un temps. L'animal est placé à plat ventre sur la table opératoire. Une incision longitudinale des teguments dorsaux, d'environ 1 cm est faite au scalpel. Puis c'est la paroi musculo-péritonéale qui est fendue; mais cette seconde incision, parallèle à la première, est plus ventrale. Le volumineux ovaire devient immédiatement visible. Il est sorti de la cavité abdominale et le repli mésentérique qui l'attache sectionné à l'électrocautère. L'hémorragie est ainsi évitée. On suture la paroi musculopéritonéale au cat-gut n° 00 (sutures simples) et la peau au fil de perlon n° 12 (surget). L'anesthésie, prolongée et sans danger, est obtenue par un séjour d'une demi heure dans une solution de métacaine Sandoz de 1:1000¹. Après l'opération, les animaux sont transférés dans des récipients stériles à fond de

¹ MS 222 (métacaine). L'auteur exprime sa reconnaissance à la Maison Sandoz S. A. de Bâle qui lui procure toujours à titre gracieux cet excellent anesthésique.

coton imbibé d'une solution d'Irgamide Geigy (0,5%) où ils séjournent pendant 12 heures à basse température (+7° C). Une semaine après l'opération ils sont mis dans les terrariums contenant de la mousse humide. Ils y sont maintenus à la température du laboratoire.

Le traitement hormonal consiste en un badigeonnage quotidien de toute la dépression médiodorsale de la femelle, y compris le point d'aboutissement du nerf dévié, avec un onguent de méthyltestostérone Organon ¹. Cet onguent est fait à partir de substance androgène pure, en poudre, par dissolution dans l'huile d'olive et adjonction de lanoline. La concentration de l'émulsion est telle que chaque individu reçoit à chaque badigeonnage 40 γ d'hormone en moyenne. Etant donné que le traitement dure quatre semaines il s'agit d'une dose relativement énorme. Elle a été intentionnellement choisie, pour que l'animal puisse absorber — malgré les pertes importantes qu'entraîne l'administration cutanée locale — une quantité supraliminaire de l'agent masculinisant.

L'évaluation de la croissance des régénérats se fait par des dessins à la chambre claire avec un grossissement de 6 fois et après anesthésie préalable. Les opérés sont gardés pendant toute la durée de l'expérience dans des conditions rigoureusement identiques. Dans une série on a même fait un contrôle préalable des capacités régénératrices de tous les animaux par amputation des pattes postérieures. L'amplitude des déviations individuelles n'était pas plus grande qu'entre les deux membres homologues du même individu.

RÉSULTATS DES EXPÉRIENCES

DÉVIATION DU NERF DANS LE TERRITOIRE « CRÊTE » DU MÂLE

Comme cela a été démontré à plusieurs reprises (KIORTSIS, 1951), la déviation du nerf brachial dans le territoire « crête » du mâle provoque un accroissement local de cet organe, ou l'apparition d'une petite crête surnuméraire. La formation induite dépasse en hauteur le reste de la crête, qui se trouve, dans la règle, en état

¹ Je remercie la firme Organon (Oss, Pays-Bas) qui a mis gracieusement cette substance à ma disposition.

de régression (fig. 1). Dans les cas favorables, la taille du régénérat est deux à trois fois supérieure à celle de la crête normale. Mais il y a, dans l'ensemble, une assez ample variabilité qui se retrouve chez les femelles.

FIG. 1.



FIG. 2.



FIG. 1.

Triturus cristatus, ♂.

Régénérat de crête, induit par déviation du nerf brachial sur la ligne médiane. Le reste de la crête dorsale est en régression ($\times 2.5$).

FIG. 2.

T. cristatus ♀.

Régénérat de crête résultant de l'action combinée de la déviation d'un nerf et de la méthyl-testostérone. Basse crête noire, induite par l'hormone mâle sur toute la longueur du sillon jaune médio-dorsal. ($\times 2.5$)

DÉVIATION DU NERF DANS LE TERRITOIRE « CRÊTE » DE LA FEMELLE

I. Déviation simple.

Sur 13 femelles ayant subi cette opération, 9 ont donné un résultat positif avec apparition d'un bourgeon de régénération au point d'aboutissement du nerf dévié et formation à ce niveau d'une petite crête noire. Les 4 autres n'ont pas été comprises dans l'appréciation quantitative des résultats, comme, d'ailleurs, tous les cas où le territoire « crête » n'a pas réagi à la stimulation du nerf dévié.

Les causes de l'insuccès définitif d'une déviation sont nombreuses (cf. GUYÉNOT et al., 1949). Il me semble injustifié d'introduire dans la statistique les cas où la déviation, pour une raison ou pour une autre, n'est pas effective. Toutefois deux de ces cas négatifs ont présenté, deux mois après l'opération une petite ligne jaune, perpendiculaire à la dépression de même couleur, qui parcourt le dos de la femelle.

Les mesures de la hauteur du régénérat, 40 jours après l'opération, quand la croissance est pratiquement achevée, sont consignées dans la première case du tableau I. Il en ressort que les valeurs individuelles oscillent entre 0,5 et 1,6 mm. Cette variabilité rend nécessaire l'étude statistique des résultats. En moyenne, la hauteur de la crête induite par déviation simple du nerf brachial chez la femelle normale est de $1.01 \text{ mm} \pm 0,170 \text{ mm}$.

II. *Déviation et traitement à la méthyl-testostérone.*

15 femelles ayant subi avec succès la déviation sont soumises pendant quatre semaines à un traitement quotidien à la méthyl-testostérone. Au cours du traitement les animaux développent à la place du sillon médiadorsal jaune une crête basse mais dentelée et pigmentée de noir. D'autres caractères sexuels sont fortement masculinisés (la bande latérale blanche et l'arête ventrale de la queue, le cloaque, etc.).

Le régénérat de crête formé sur déviation est nettement supérieur à la crête induite par l'hormone seule (fig. 2). Les chiffres qui se trouvent dans les deux colonnes de la deuxième case du tableau sont éloquents. La hauteur moyenne des régénérats sur déviation, après traitement hormonal est de $1,53 \text{ mm} \pm 0,159 \text{ mm}$. La crête induite par l'hormone accuse une moyenne nettement inférieure: $0,47 \text{ mm} \pm 0,07 \text{ mm}$.

III. *Ovariectomie bilatérale et déviation du nerf.*

Sur 11 femelles castrées ayant subi la déviation d'un nerf 9 ont formé un régénérat de crête. Les valeurs individuelles sont données dans la troisième case du tableau I. La variabilité est importante aussi dans ce groupe mais son amplitude ne dépasse pas celle des autres. La dispersion est de $\pm 0,51$ dans le groupe de la déviation simple et de $\pm 0,47$ dans celui-ci. Quant aux régénérats ils s'élèvent en moyenne à $1,33 \text{ mm} \pm 0,157 \text{ mm}$.

Dans aucun cas il ne s'est formé une crête dans le reste du territoire, chez ces femelles castrées. Le sillon jaune médiodorsal a gardé sa pigmentation sur toute sa longueur (fig. 3).

FIG. 3.



FIG. 4.



FIG. 3.

T. cristatus ♀ castrée.

Régénérat de crête né sur déviation, photographié une année après l'opération. Malgré l'ovariotomie, absence de formation d'une crête. Sillon jaune médian caractéristique de la femelle. ($\times 2.5$.)

FIG. 4.

T. cristatus ♀.

Déviation du nerf brachial et traitement à la méthyl-testostérone. Photographié une année après la fin du traitement. Régénérat de crête au point d'aboutissement du nerf dévié et persistance de la crête, tachetée en jaune, induite par l'hormone. ($\times 2.5$.)

IV. Ovariectomie, déviation du nerf et traitement hormonal, combinés.

12 femelles castrées ont subi la déviation du nerf. 10 d'entre elles ayant formé un régénérat de crête sont soumises à un traitement hormonal, identique à celui du groupe II. A la fin du traitement toutes les femelles présentent, outre le régénérat local, un développement uniforme de la crête. Elles sont masculinisées. Malgré l'absence d'ovaires la crête induite par la méthyl-testostérone seule, est basse par rapport à celle produite par l'action

combinée du nerf dévié et de l'hormone. Sa hauteur moyenne est de $0,56 \text{ mm} \pm 0,08 \text{ mm}$, tandis que celle du régénérat s'élève à $1,54 \text{ mm} \pm 0,183 \text{ mm}$.

Régression de la crête.

Quand on cesse d'administrer la méthyl-testostérone, la crête, qui s'est formée à la place du sillon médiodorsal, régresse rapidement. Toutefois, une année après la fin du traitement on voit encore ses vestiges (fig. 4). Cette élévation rudimentaire est tachetée de jaune rappelant ainsi l'aspect qu'a l'ébauche de crête des mâles impubères. Une légère régression s'observe aussi chez les régénérats sur déviation. Leur hauteur diminue et leurs bords ont souvent un liseré jaune.

DISCUSSION DES RÉSULTATS ET CONCLUSIONS

La déviation du nerf brachial dans le territoire « crête » a été effectuée sur un grand nombre de femelles. Presque toutes (84%) ont réagi en produisant, avec une régularité remarquable, une petite crête au point d'aboutissement du nerf dévié. L'apparition à ce niveau d'un bourgeon de régénération et son évolution vers un organe qui est normalement l'apanage du mâle, ne dépend que de la présence du nerf. Il s'agit d'une induction, similaire à celle d'une patte surnuméraire ou d'un organe caudiforme. C'est toujours le même nerf qui est à l'origine de ces structures, mais la qualité de la réponse morphogénétique des tissus à sa stimulation est déterminée par la nature du territoire excité. La petite crête ainsi formée est noire et ne se distingue en rien des formations analogues obtenues par le même procédé chez le mâle. Ce n'est que tardivement qu'une pigmentation jaune peut faire son apparition.

L'administration de méthyl-testostérone provoque le développement d'une crête sur toute la longueur du sillon médiodorsal de la femelle traitée. Il est évident que cette région du corps, ce territoire, contient, en puissance, les facteurs nécessaires à la croissance d'une crête. Cette potentialité est révélée par deux agents: a) un agent systémique, hormonal, spécifique, agissant sur l'ensemble du territoire et b) un agent local, nerveux, non spécifique, portant son action sur une portion donnée.

TABLEAU I.

*Hauteurs * des régénérats de crête, nés sur déviation et des crêtes induites par l'hormone mâle chez les femelles, normales et castrées de T. cristatus Laur.*

I. Déviation			II. Déviation + Hormone			III. Castration, Déviation			IV. Castration, Déviation + Hormone		
n°	Hauteur du régénérat *	Hauteur crête	n°	Hauteur du régénérat *	Hauteur crête *	n°	Hauteur du régénérat *	Hauteur crête *	n°	Hauteur du régénérat *	Hauteur crête *
1	10	—	1	4	1	1	8	—	1	17	6
2	5	—	2	5	3.5	2	8	—	2	12	3
3	3.5	—	3	10	2	3	11	—	3	6	2.5
4	9	—	4	17	5	4	8	—	4	11	4
5	4	—	5	9	4	5	9	—	5	11	4
6	3	—	6	14.5	5	6	13	—	6	9	5
7	5	—	7	10	5	7	6	—	7	7	3
8	6	—	8	7	1.5	8	8.5	—	8	6	2
9	10	—	9	10	3.5	9	3	—	9	6.5	3
			10	12	1				10	8	4.5
			11	10	3.5						
			12	6	2						
			13	8.5	2.5						
			14	6	3.5						
			15	9.5	—						
N=9	moyenne 6.16 ± 1.01	moyenne —	N=15	moyenne 9.18 ± 0.95	moyenne 2.83	N=9	moyenne 8.27 ± 0.94	moyenne —	N=10	moyenne 9.35 ± 1.10	moyenne 3.40

* Valeurs en millimètres obtenues à la chambre claire (grossissement 6 fois).

Les effets morphogènes de ces deux facteurs sont qualitativement identiques. Il y a une différence quantitative, en ce sens que la hauteur du régénérat, induit par déviation d'un nerf, est toujours plus grande que celle de la crête produite par l'hormone mâle chez la femelle. Il y a aussi une autre différence: l'effet de l'hormone est limité dans le temps; si l'on cesse de l'administrer, la crête induite regresse rapidement, sans toutefois disparaître entièrement. L'action du nerf semble plus durable. La régression du régénérat est beaucoup moins importante, peut-être parce que le nerf dévié y est toujours présent, exerçant une fonction trophique.

Le régénérat de crête, induit par le nerf, subit l'influence de l'hormone mâle au même titre que le reste du territoire. Il y a une nette différence entre la hauteur moyenne des crêtes des femelles normales et celle de femelles traitées par la méthyl-testostérone. Cette différence est statistiquement significative (voir tab. I). L'effet hormonal s'ajoute à l'action nerveuse. C'est une indication supplémentaire, en plus des preuves morphologiques et histologiques, en faveur de la nature « crête » des formations induites par la déviation du nerf.

Quel est le rôle joué par l'ovaire dans ce domaine ? Apparemment aucun ! On savait que la castration de la femelle du Triton ne modifie pas les caractères sexuels prépubéraux, tels que le sillon médiodorsal jaune (ARON, DE BEAUMONT). Dans mes expériences l'ovariotomie bilatérale n'a pas permis à la crête de se former chez les castrats. Il a fallu l'intervention positive de l'hormone mâle. On doit donc nier, à priori, toute action inhibitrice de la gonade femelle adulte sur l'apparition et la croissance de cet organe. Il en va peut-être tout autrement pendant les stades précoces de l'ontogénèse. En tout cas, sur la base des données antérieures et de mes propres observations, le développement de la crête semble résulter d'une action positive sur le territoire, soit de l'hormone mâle, soit du nerf.

Qu'en est-il des crêtes produites par déviation d'un nerf ? Dans le tableau I, on voit une différence entre la hauteur moyenne des régénérats des femelles normales (1,01 mm) et celle des ovariectomisées (1,38 mm). Mais cette différence n'est pas significative.

Dans les conditions de l'expérience, l'ovaire ne semble nullement inhiber l'action de la méthyl-testostérone sur la croissance, aussi

bien des régénérats que du reste de la crête. Les légères différences que l'on observe entre normaux et castrés — différences toujours en faveur des seconds — ne sont pas significatives.

Il convient néanmoins de faire ici une réserve. Toutes les femelles au moment de l'expérience étaient au repos sexuel. L'activité endocrine de l'ovaire n'était pas aussi intense qu'en période de rut. Malgré cela, il me semble peu probable que l'ovaire puisse, par sa présence, contrebalancer l'action de l'hormone mâle. Il serait, en tout cas, impuissant devant la force de l'induction exercée par le nerf. Si, en multipliant les expériences, on arrivait à donner une sanction statistique aux différences mentionnées plus haut, il s'agirait toujours d'un effet inhibiteur léger, sans rapport avec la force masculinisante de l'hormone mâle, ou la stimulation à la croissance exercée par le nerf.

L'évolution de la crête, développée chez la femelle sous l'action de l'hormone mâle, vers le type de crête propre au mâle impubère, la fréquente pigmentation tardive en jaune des structures induites par le nerf, l'apparition enfin dans quelques cas de simples lignes jaunes supplémentaires à la place de l'excroissance tégumentaire attendue après la déviation, indiquent une tendance générale du territoire vers la production de telles formations pigmentées. Serait-ce une tendance propre à la femelle ? Certes non, puisque la crête du mâle impubère est également jaune et des régénérats de cet organe, chez le mâle adulte, se pigmentent souvent de cette façon (KIORTSIS, 1951). Il s'agit peut-être de formations hypotypiques (absence d'hormone ou insuffisance d'innervation ?).

En définitive :

Le territoire « crête » de la femelle adulte du Triton, tout comme celui du mâle, est capable de croissance tégumentaire, s'il est convenablement stimulé.

Au moins deux facteurs, l'un hormonal, l'autre nerveux, peuvent agir de façon indépendante sur cette croissance et avoir, *grosso modo*, le même résultat. Les deux agents en question appartenant à des champs différents, l'un relevant de l'endocrinologie, l'autre de l'étude de la régénération, j'ai essayé de les étudier à leur point de rencontre, au territoire cellulaire.

J'ai pu montrer que, dans les limites de l'expérience, leurs effets s'additionnent. J'ignore le mécanisme intime de leur action sur les tissus du récepteur. Je soupçonne une action primaire, simi-

laire dans les deux cas, l'hormone agissant, soit par l'intermédiaire du système nerveux local, soit par le même médiateur chimique que le nerf. Sous cet angle, une étude du système nerveux de la crête du mâle, au cours de l'évolution saisonnière de cet organe, serait profitable. Le nombre et la distribution de fibres nerveuses, leur pénétration dans l'épithélium, leur association éventuelle avec les mitoses, pourraient fournir d'intéressantes indications.

SUMMARY

The dorsal crest of the newt, *Triturus cristatus* is a prepubertal sexual character of the male and an organ able to regenerate. By deviating a nerve into the crest's "organ-district" one observes a local proliferation of tissues and the formation of a small crest regenerate (GUYÉNOT et SCHOTTE). This is valid for both, male and female.

The influence of the deviated nerve, of the ovariectomy and of the methyl-testosterone, on the development of the dorsal crest was studied as follows:

1. The deviation of the brachial nerve to the mid-dorsal line of the male is followed by the appearance of a local regenerate which is more developed than the existing crest (fig. 1).
2. The same operation is performed on the normal female. At the ending of the nerve a crest regenerate is formed. Its height is $1,01 \text{ mm} \pm 0,17$ (mean value).
3. Deviation as in 2 and subsequent cutaneous administration of methyl-testosterone (40γ every day, during 4 weeks). Formation of a crest regenerate of a mean height of $1,53 \text{ mm} \pm 0,159$. The hormonal treatment alone induced a small crest ($0,47 \text{ mm}$) through the whole length of the dorsal mid-line (fig. 2).
4. The deviation, of the nerve is performed on adult females previously ovariectomized. The elevation of the crest regenerate is $1,33 \text{ mm} \pm 0,157$ (mean value). No crest is formed elsewhere than at the ending of the deviated nerve (fig. 3).
5. Adult females underwent ovariectomy, deviation of the nerve and, in addition, an hormonal treatment as in 3. A regenerate

is formed at the ending of the nerve (mean height 1,54 mm \pm 0,183) and a small crest is induced on the whole length of the dorsal mid-line, by the methyl-testosterone (0,53 mm).

Two morphogenetic factors, one local and non specific, the nerve, the other systemic and specific, the hormone, acting independently on the dorsal crest "organ-district" of the newt's female, show similar qualitative effects. The proliferation of tissue, induced by the nerve, is morphologically and physiologically homologous of the male's crest. Simultaneous action of the nerve and the hormone have additional effects. The differences between the mean values of group 2 and 3, between 2 + 4 and 3 + 5 (without or with hormone) are statistically significant. On the other hand there is no evidence of an inhibition exerted by the ovary of the adult on local or general crest development in the female.

BIBLIOGRAPHIE

- ARON, M. 1925. *Recherches morphologiques et expérimentales sur le déterminisme des caractères sexuels mâles chez les Urodèles*. Arch. Biol. 34: 1-166.
- BEAUNE, A. et R. FALK. 1936. *Action de l'hormone mâle sur les caractères sexuels du Triton crêté*. C. R. Soc. Biol. 122: 721-723.
- BEAUMONT (DE), J. 1929. *Les caractères sexuels du Triton et leur déterminisme. Masculinisation et féminisation*. Arch. Biol. 39: 177-245.
- BOVET, D. 1930. *Les territoires de régénération; leurs propriétés étudiées par la méthode de déviation du nerf*. Rev. Suisse Zool. 37: 83-145.
- BRESCA, G. 1910. *Experimentelle Untersuchungen über die sekundären Sexualcharaktere der Tritonen*. Arch. Entw. Mech. 29: 403-431.
- FLEISCHMANN, W. et S. KANN. 1936. *Wirkung des Testosterons auf der Wachstum des Kammes von Triton cristatus*. Pflüger's Arch. f. ges. Physiol. 237: 517-519.
- GUYÉNOT E. et O. SCHOTTE. 1926. *Démonstration de l'existence de territoires spécifiques de régénération par la méthode de la déviation des troncs nerveux*. C. R. Soc. Biol. 94: 1050-1052.
- GUYÉNOT, E., J. DINICHERT-FAVARGER et M. GALLAND. 1948. *L'exploration du territoire patte antérieure du Triton*. Rev. Suisse Zool. 55, Fasc. suppl. 2: 1-120.

- KAMMERER, P. 1908. *Regeneration secundären Sexualcharaktere bei den Amphibien*. Arch. Entw. Mech. 25: 82-124.
- KIORTSIS, V. 1951. *Ablation du territoire crête et régénération provoquée dans le tissu cicatriciel provenant de la patte*. Rev. Suisse Zool. 58: 553-570.
- MILOJEVIC, B. D., GRBIC, N. et B. VLATKOVIC. 1926. *Provocation expérimentale du développement local de la crête médiane chez les Tritons*. C. R. Soc. Biol. 95: 984-986.
-

Ontogenese und Cerebralisation beim Biber (*Castor canadensis*, Kuhl)*

von

G. PILLERI

Hirnanatomisches Institut
Waldau/Bern — Schweiz

Mit 5 Textabbildungen

EINLEITUNG

Die Angaben über die Tragzeit des kanadischen Bibers sind bei den meisten Autoren verschieden. Nach OGNEW soll diese 105 bis 107 Tage betragen, nach EXINGER sechs Wochen. Es ist möglich, dass das Klima (Alaska, Mississippi) die Trag- sowie die Brunst- und Wurfzeit beeinflusst. Auch können rassenbedingte Unterschiede bestehen, Möglichkeiten, die bisher nicht systematisch untersucht wurden. Es geht hier aber nicht darum, solche zu verfolgen, sondern lediglich, mit unserem Material den Entwicklungsabstand festzustellen, der den Schlüpfzustand von der Reifeform trennt. PORTMANN hat für diese Frage der Ontogenese die Vermehrungszahl (VZ) eingeführt. Diese Zahl besagt, wieviel Mal das Gehirn oder seine Teile ihre Masse von Geburt bis zum Adultzustand vermehren. Es hat sich durch die Untersuchungen von PORTMANN und KATHARINA WIRZ erwiesen, dass bei Nestflüchtern, die weitgehend ausgebildet sind, die Vermehrungszahl klein, bei den unfertigen Nesthockern hingegen gross ist. Aus den Untersuchungen von K. WIRZ (1954) geht hervor,

* Aus dem Hirnanatomischen Institut Waldau-Bern (Leiter: Prof. Dr. Ernst GRÜNTAL) und dem Dept. of the Interior, Fish- and Wildlife Service — Region 4, Atlanta Ga, USA (Dr. L. E. GIVENS).

dass alle Arten, deren Vermehrungszahl unter 5 liegt, Nestflüchter sind, alle jene, deren Vermehrungszahl über 5 liegt, Nesthocker sind. Dadurch wurde ein Kriterium zur Einordnung einer Art in den einen oder anderen Ontogenesemodus ausgearbeitet.

Wir wollen gleichzeitig in den Grundzügen die formalen Unterschiede zwischen dem Gehirn des fötalen, neugeborenen und dem adulten Biber, soweit dies unser Material ermöglicht, feststellen.

Ueber das embryonale Bibergehirn liegen keine Untersuchungen vor. Unter dem Material, das wir nur mit Hinblick auf die Anatomie des erwachsenen Tieres in USA (Noxubee-Mississippi) gesammelt haben, fand sich ein trächtiges Weibchen. Professor H. HEDIGER, Direktor des Zürcher Zoo, war so entgegenkommend, uns ein neugeborenes, lebensunfähiges Tier zu überlassen, wofür wir ihm zu grossem Dank verbunden sind. Herrn Supervisor Dr. L. E. GIVENS (Wildlife Service, Atlanta) und Mr. BURTON S. WEBSTER sprechen wir hier für die wertvolle Unterstützung in Mississippi unsere Dankbarkeit aus.

TIERMATERIAL

Ueber das insgesamt drei Föeten (Abb. 1, 4) tragende Muttertier von T 35, das am 8.2.1958 am Bluff-Lake (Noxubee-National Wildlife Refuge, Miss. USA) erlegt wurde, haben wir folgende Angaben notiert:

T 25, ♀:	
Körpergewicht	27 kg
Körperlänge	70 cm
Kellenlänge	34 cm
Kellenbreite	17 cm
Schwimmfüsse	18 cm

Die Angaben über den Schädel sind in unsere Arbeit über die Makroskopische Anatomie des Bibergehirnes eingetragen. Der neugeborene Biber T 1124 stammt aus dem Zürcher Zoo, und wurde am 27. Mai 1958 geworfen. Diesbezüglich ist von Interesse was uns Prof. HEDIGER mitteilt:

„Ein glücklicher Zufall erlaubte es mir, am 27. Mai einer Bibergeburt beizuwohnen. Besonders hat es mich überrascht, dass auch



A



B

ABB. 1.

A: Biberfoetus T 35 von 270 mm Körperlänge.

B: Untere Körperhälfte von T 35 zeigt die vollkommene Ausbildung der Schwimmhäute, Kelle und Kloake.

EMBRYONALE ORGANE, KÖRPERMESSUNGEN

		T 35	T 1124
Placenta	Gewicht	100 g	—
	Grösse	70×45×55 mm	—
Nabelschnurlänge		170 mm	—
Nabelschnurdurchmesser		6,5×4 mm	—
Körpergewicht		400 g	465 g
Körperlänge (Kellenwurzel-Nasenspitze dorsale gemessen)		270 mm	300 mm
Kopfbreite		55 mm	47 mm
Kopfumfang		145 mm	150 mm
Mundspalte		24 mm	24 mm
Augenspalte		7 mm	9 mm
Ohr		13×11 mm	16×15 mm
Abdomenumfang		210 mm	180 mm
<i>Obere Extremität:</i>			
Mittlerer Umfang re		19	42
Vorderarmlänge re		30	45
Handlänge re		29	27
Fingerlänge re		5; 10; 11,5; 9; 8,5	10; 14; 19; 16; 13
Krallenlänge re		5; 5,5; 6,5; 6; 4,5	5,5; 6; 7; 7; 5
<i>Untere Extremität:</i>			
Fusslänge re		53	57
Schwimmfussbreite (gespreizt)		42	45
Zehenlänge re		5; 10; 11,5; 9; 8,5	17; 19; 26; 27; 24
Krallenlänge re		5,4; 6,4; 6,8; 7,5; 5	6; 7; 8; 9; 6
Kellenlänge		62	77
Kellenbreite		32	28
Kellenschuppen		1,5×1	2,7×1
Kloakenlänge		10	13
Kloakenbreite		8,5	11

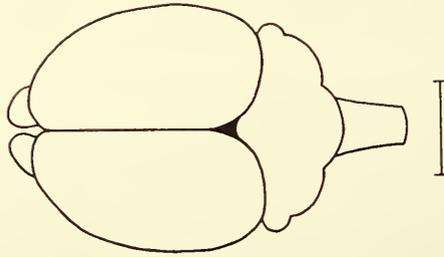
das Männchen einen Teil der Placenta verzehrt, die Jungen leckt und sie, wenn sie verlassen sind, zurückbringt. Verschiedentlich hat sich das Männchen auch bemüht, die in die Nestmulde zurückgetragenen Jungen unter das weibchen zu schieben. Im ganzen wurden vier Jungen geboren, darunter das schwache, das von beiden Eltern von Anfang an ausgestossen wurde.“

GEHIRNMESSUNGEN, HIRNENTWICKLUNG

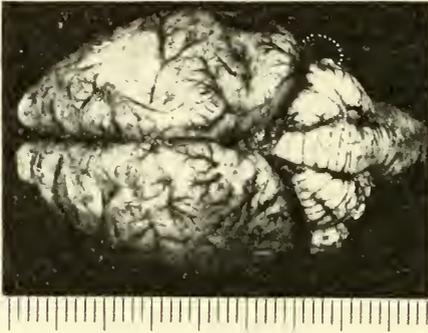
Tierangaben	T 35	T 1124	T 22
Länge des Grosshirns	30	30	50
Breite des Grosshirns	26	29	47
Höhe des Grosshirns	17	20	30
Länge des Kleinhirns	12	16	20
Breite des Kleinhirns mit Parallocculi	22	27	46
Breite des Kleinhirns ohne Parallocculi	17	20	36
Höhe des Kleinhirns m. Brücke	15	16	27
Länge der Brücke	—	4,5	7,5
Breite der Brücke	12	12	23
Länge des Bulbus olfactorius	9	10	16
Breite des Bulbus olfactorius	5	6	7
Länge des Tractus olfactorius	7,5	9	17
Breite des Tuberculum olfactorium	4,5	5	10
Entfernung zwischen den Fissurae rhinales	22	25	37
Fissura rhinalis — Uncus pyriformis	8	9	14
Kleinste Entfernung zwischen den Unci pyriformes	5,5	6	10,5
Länge des Hypothalamus	7	7	10
Durchmesser des N. opticus	0,6	1	1
Durchmesser des N. trigeminus	—	—	—
INDEX <u>Hypothalamuslänge</u>			
Grosshirnlänge	0,20	0,23	0,20
Hypophysenlänge	5	5	11
Hypophysenbreite	5	6	13
Hirngewicht in g	8,5	12,7	53

T 35: *Castor canadensis carolinensis*, Rhoads (Foetus) — Noxubee, Miss. USA.
 T 1124: *Castor canadensis*, Kuhl (Neugeborene) — Zoo Zürich.
 T 22: *Castor canadensis carolinensis*, Rhoads (Erwachsenen) — Moxubee, Miss. USA.

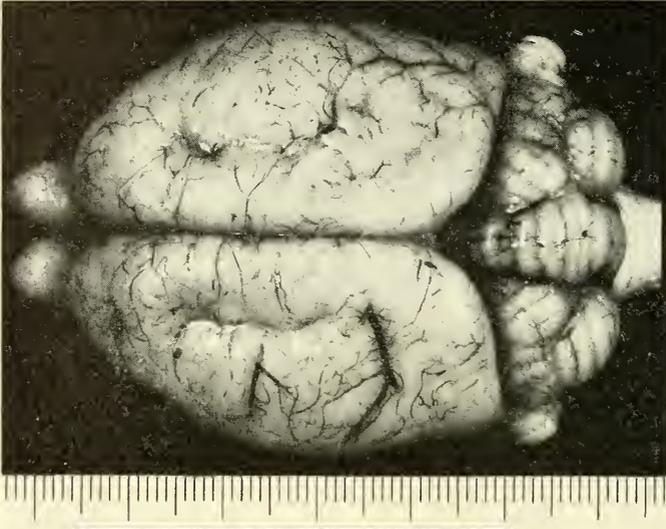
Die Aenderung der Form während der Hirnentwicklung vom spätfoetalen zum neugeborenen und erwachsenen Biber machen die Bilder der Abb. 1 und 2 anschaulich. Dorsal betrachtet zeigt T 35 (270 mm Körperlänge) stark abgerundete Frontal-, Occipitalpole und Seitenkonturen. Die Bulbi olfactori sind zum grossen Teil vom Frontalpol überdeckt. Das Kleinhirn ist latero-caudal abgerundet und Gross- und Kleinhirn bilden zusammen ein regel-



T 35



T 1124



T 22

ABB. 2.

Dorsalansicht des Gehirnes von T 35 (Foetus), T 1124 (Neugeborenen) und eines erwachsenen Bibers (T 22) — die Bilder sind in der Grösse nicht proportional untereinander.

mässiges Oval. Die Paraflocculi springen wenig vor. Im Wuringebiet erscheint die Lingula stärker caudal ausgeladen. Bei T 1124 (Neugeborenen: 300 mm Körperlänge) ist die frontolaterale Rundung

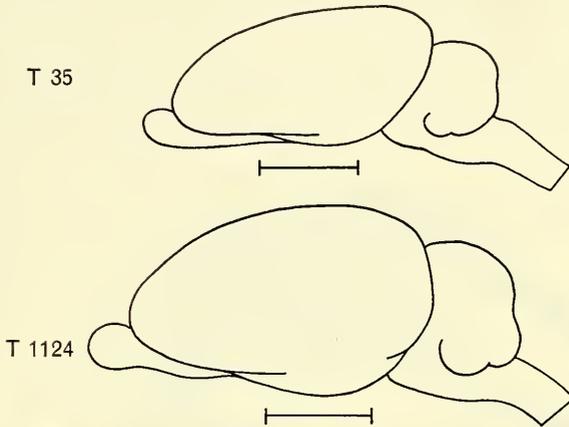


Abb. 3.
Lateralansicht der Gehirne von Abb. 2.

der Hemisphäre flacher, die Frontalpole sind spitzer ausgebildet. Latero-caudal macht sich die Bildung eines Occipitalpoles bemerkbar. Die Paraflocculi des Kleinhirnes sind kräftiger entwickelt. Das caudale Ende der Lingula liegt fast in derselben Frontalebene der entsprechenden Hemisphärengegend. Der Sulcus paramedianus,

die Grenze zwischen Wurmbereich und Hemisphären, ist noch schwach entwickelt. Beim Gehirn T 22 (Adulter Biber) sind diese Merkmale vielfach potenziert: dorsal betrachtet fast kantige Occipitalgebiete, mächtige laterale Ausladung der Hemisphären des Grosshirnes und der Paraflocculi, welche die Hemisphärenbreite fast erreichen, Vorwölbung der übrigen Kleinhirnformationen, vor allem des Crus II und Tiefwerden des Sulcus paramedianus. Entsprechend der Entwicklung des Splanchnocranium und der Nasen-

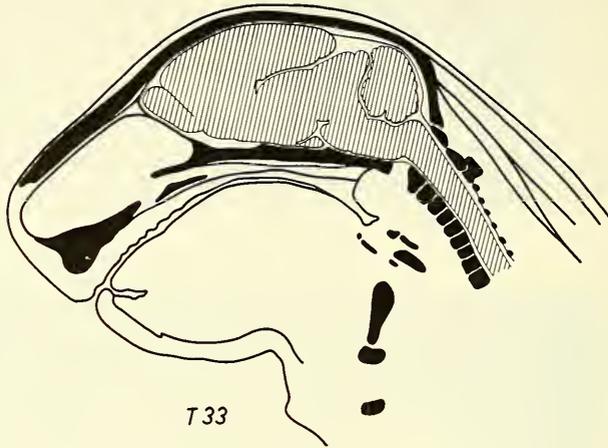


ABB. 4.

Topographische Lage des Gehirnes im foetalen Schädel, schematischer Medianschnitt.

räume sind auch die Bulbi olfactori länger, aber kaum breiter geworden; sie erscheinen weniger vom Frontalpol überdeckt. Auf den *seitlichen* Aufnahmen und Diagrammen können wir die occipitale Polbildung verfolgen, die progressive Vorwölbung des Lobus pyriformis und die Verlängerung des Bulbus olfactorius. Die Fissura rhinalis (palaeo-neocorticale Grenze) ist in ihrem mittleren Verlauf bei allen den drei Stadien verwaschen. Was die dorsale Furchung der Grosshirnrinde betrifft, bemerkt man beim Foetus T 35 unterhalb der Meninx im mittleren paramedianen Bereich der Hemisphären (nicht gezeichnet) eine gewisse „Unruhe“ der Rindenoberfläche, beim Neugeborenen und Erwachsenen entsteht hier eine seichte, aber konstant auftretende Längsfurche.

Die graphische Darstellung (Abb. 5) macht die Wachstumsvorgänge der einzelnen Hirnteile anschaulicher, sie entsprechen einer Gewichtszunahme des Gehirnes von 8,5 bis 53 gr. Das stärkste Wachstum weist in der letzten Foetalperiode, bei geringer Zunahme des Totalhirngewichtes, das Kleinhirn auf,

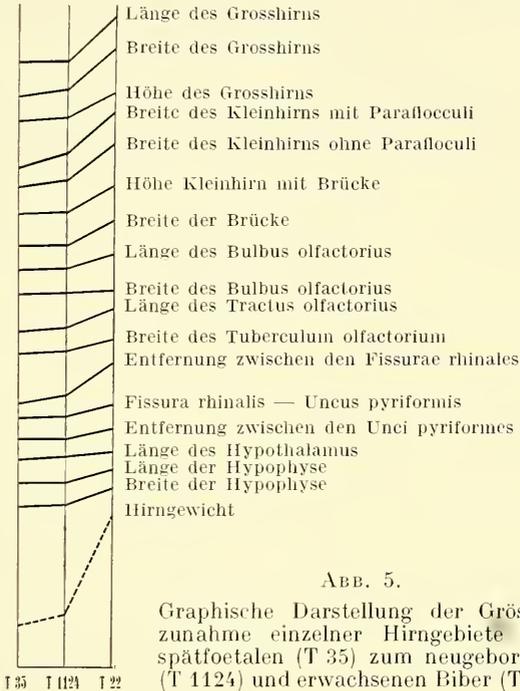


ABB. 5.
Graphische Darstellung der Grössenzunahme einzelner Hirngebiete vom spätfoetalen (T 35) zum neugeborenen (T 1124) und erwachsenen Biber (T 22).

wobei es vorwiegend in die Breite wächst. Breiter wird, allerdings in geringerem Masse, auch der Palaeocortex, wie aus der Messung der Distanz zwischen den Fissurae rhinales hervorgeht. Die übrigen Formationen nehmen, mehr oder weniger, nur sehr langsam zu. Nach der Geburt beobachten wir vor allem eine starke Ausdehnung der Breite und Länge der Grosshirnhemisphären. Das Kleinhirn wächst noch stark. Die Brücke und der Lotus pyriformis (Palaeocortex) werden breiter. Tractus und Bulbus olfactorius werden bei ungefähr gleichbleibender Breite länger. Geringer ist die Zunahme der Breite des Hypothalamus, dessen Länge hingegen zunimmt. Die Hypophyse nimmt an Grösse und Breite zu.

Die Nullpunkte sind in der Kurve nicht eingetragen. Sie soll uns lediglich einen Querschnitt durch drei Etappen der Ontogenese wiedergeben.

VERMEHRUNGSZAHL

Berechnen wir den Durchschnittswert der Hirngewichte bei 8 erwachsenen Bibern (*Castor canadensis carolinensis*, Rhoads: 38-53 gr), finden wir einen Wert von 45 gr. Wenn 12,7 das Geburtsgewicht ist, wäre die Vermehrungszahl nach PORTMANN 3,5. Diese Zahl fällt für die Subordnung *Sciuromorpha*, die nach Angaben von WIRZ 10 beträgt, völlig aus dem Rahmen und lässt, was den Ontogenesemodus anbelangt, mehr Beziehungen zu den *Hystricomorpha* aufdecken, die als Nestflüchter Werte von 1,9 bis 3,5 (WIRZ) aufweisen.

ZUSAMMENFASSENDE ERGEBNISSE

Untersuchungen am Gehirn des Biberfoetus (270 mm Körperlänge), neugeborenen (300 mm Körperlänge) und erwachsenen Biber zeigen die verschieden starke Wachstumstendenz der einzelnen Hirnteile auf. Sie ist für die Grosshirnhemisphären relativ gering in der spätfoetalen Zeit, sehr stark nach der Geburt. Das Kleinhirn weist in der spätfoetalen Periode ein stärkeres Wachstum als das Grosshirn. Der Hypothalamus-index (=Hypothalamuslänge: Grosshirnlänge) ist beim spätfoetalen und neugeborenen Gehirn dem des adulten Gehirnes ähnlich. Die Vermehrungszahl nach PORTMANN ist für den Biber (Nestflüchter) 3,5, was für die *Sciuromorpha* (Angaben von WIRZ) atypisch wäre.

LITERATUR

- OGNEW, S. J. Zit. von HINZE.
 HINZE, G. 1950. *Der Biber*. Akademie-Verlag, Berlin.
 WIRZ, Katharina. 1954. *Ontogenese und Cerebralisation bei Eutheria*. Acta anat. 20: 318-329.
 PORTMANN, A. Zit. von WIRZ.
 PILLERI, G. *Das Zentralnervensystem des Castor canadensis (Makroskopik)*. Acta zoologica. Im Druck.

Formules chromosomiques de *Muridae*
 et de *Spalacidae*
 La question du polymorphisme
 chromosomique chez les Mammifères*

par

Robert MATTHEY

Université de Lausanne.

Laboratoire de Zoologie et d'Anatomie comparée.

Avec 70 figures dans le texte.

*Au professeur H. Steiner,
 en témoignage d'estime et d'amitié.*

SOMMAIRE

	Pages
Introduction	175
Techniques	176
Observations personnelles	177
Existe-t-il un polymorphisme chromosomique chez les <i>Muridae</i> et chez d'autres Mammifères ?	198
Conclusions	206
Auteurs cités	207

INTRODUCTION

Si nous faisons la somme des données exactes que nous possédons sur les chromosomes des Rongeurs, nous arrivons, en faisant abstraction des sous-espèces (lorsque celles-ci ne diffèrent pas du type), au tableau suivant: 50 espèces ont été étudiées par divers auteurs, 11 par divers auteurs et par moi-même, 8 par moi-même, puis par

* Publication subventionnée par le Fonds National Suisse de la Recherche scientifique.

divers auteurs, 88 par moi seul. Pour la famille des *Muridae*, ces chiffres deviennent 31, 11, 4 et 83, au total 129. Ainsi, et essentiellement grâce aux données que j'ai réunies de 1952 à 1958, la famille des Rats et des Souris représente l'un des groupes zoologiques dont la connaissance cytologique est la plus avancée, ces 129 formules chromosomiques relatives à une seule famille constituant plus de la moitié de l'ensemble des observations faites chez les Mammifères.

J'apporte ici des résultats nouveaux concernant sept espèces de *Muridae* et une de *Spalacidae*. D'autre part, et pour des raisons qui seront exposées plus bas, je donne des compléments d'information sur quatre autres espèces de *Muridae* ayant fait l'objet d'études antérieures.

Je suis redevable du matériel utilisé au dévouement de collaborateurs auxquels va ma gratitude, soit le D^r D. H. S. DAVIS (Plague Research Laboratory, Johannesburg), le D^r J. W. GOERTZ (Museum of Natural History, Corvallis), le D^r X. MISONNE (Musée d'Histoire naturelle, Bruxelles), le D^r R. VENDRELY (Laboratoire pour l'étude des macromolécules, Strasbourg), enfin le D^r N. WORONTZOFF (Laboratoire des Mammifères, Académie des Sciences de l'U.R.S.S., Leningrad).

L'ensemble de la documentation accumulée au cours de ces dernières années sera reprise prochainement dans un travail d'ensemble consacré à l'évolution chromosomique. Pour l'instant, je me contenterai de donner la description des formules chromosomiques et d'analyser quelques points particuliers, soit la notion de polymorphisme chromosomique intraspécifique, le mécanisme de la détermination du sexe chez *Microtus oregoni*, enfin l'identification des hétérochromosomes chez les *Cricetinae* paléarctiques.

TECHNIQUES

Les observations sont fondées sur des «squashes» obtenus en écrasant entre une lame albuminée et une lamelle grasse des fragments de testicule, d'ovaire, de rate, prétraités de 8 à 10 minutes par l'eau distillée et fixés à l'acide acétique glacial dilué de moitié. Ces préparations sont plongées dans l'alcool à 70° jusqu'à décollement spontané ou facile des lamelles, hydrolysées à 56° par HCL/N pendant 13 minutes, puis colorées à la fuchsine sulfureuse ou à

l'hémalun acide; dans ce dernier cas, la coloration dure 15 minutes et est suivie d'une différenciation à l'alcool acide. Le montage se fait au baume, après déshydratation par les alcools de concentrations croissantes et éclaircissement par le xylol.

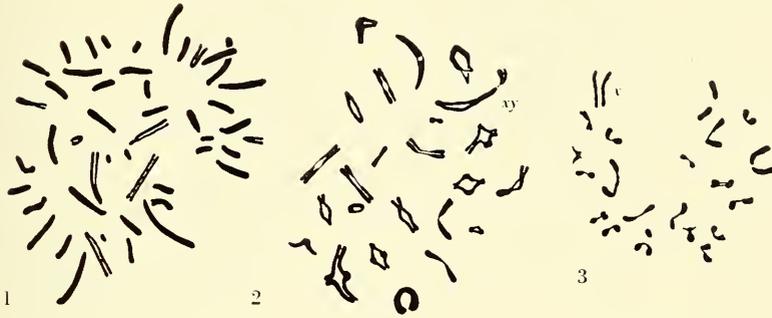


FIG. 1-3.

Hybomys univittatus.

Fig. 1. Division spermatogoniale. — Fig. 2. Métaphase I.

Fig. 3. Métaphase II.

× 1.800

Toutes les illustrations ont été obtenues à partir de photographies (négatif × 600, positif × 1.800), reproduites sans aucune retouche (fig. 21-26), ou bien utilisées pour la confection des dessins. A cette fin, la photographie est agrandie au double à l'aide d'un réseau et cette esquisse est achevée en ayant sous les yeux la préparation originale. Ces dessins (× 3.600) sont ramenés au grossissement uniforme de 1.800 par la reproduction. Les sériations (caryogrammes) ont été établies en découpant les chromosomes dans des photocopies des dessins et en contrôlant l'assortiment probable par l'observation directe des préparations.

OBSERVATIONS PERSONNELLES

SOUS-FAMILLE DES MURINAE

1. *Hybomys univittatus* Peters (fig. 1-3).

Divisions spermatogoniales (fig. 1). — Le nombre diploïde est égal à 48 et tous les chromosomes sont acrocen-

triques, la taille diminuant progressivement en passant des éléments les plus longs (5μ) aux plus courts ($0,5 \mu$). L'X est probablement l'un des plus grands chromosomes.

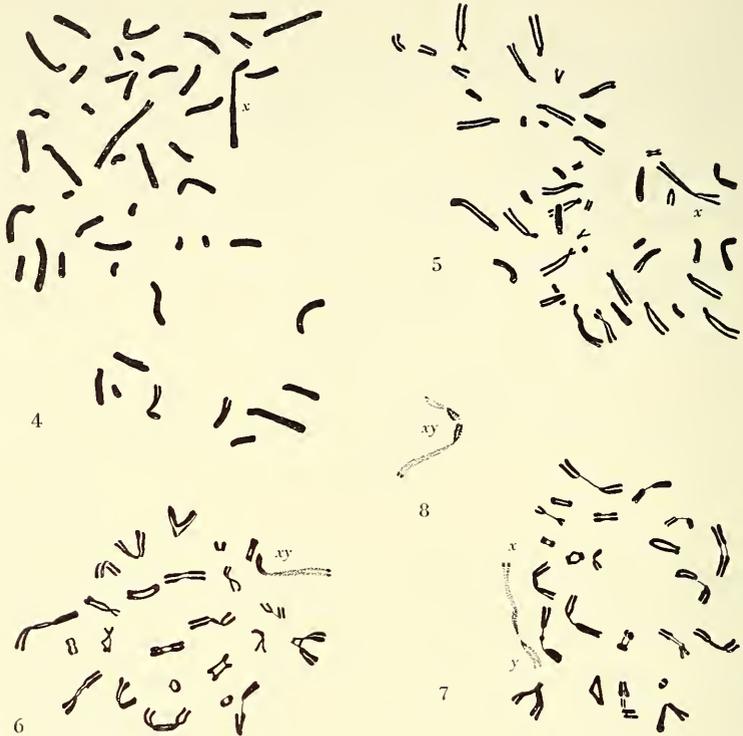


FIG. 4-8.

Thallomys paedulus et *Th. moggi*.

Fig. 4. *Th. paedulus*, division spermatogoniale. — Fig. 5. *Th. moggi*, division spermatogoniale. — Fig. 6-7. Métaphases I. — Fig. 8. Le bivalent sexuel à la métaphase I, profil.
 × 1.800.

Divisions méiotiques (fig. 2-3). — La métaphase I montre 24 bivalents; dans les tétrades autosomiques, la terminaison est généralement très avancée et il ne subsiste alors qu'un seul chiasma très étiré; quelques tétrades montrent cependant deux chiasmas, l'un proximal, l'autre distal. L'X-Y est de type « Rat » (Type III/C ou III/D de ma classification de 1954). L'Y est

trop petit (1μ) pour que son mode de connection avec l'**X** (5μ) puisse être précisé. Une métaphase II (fig. 3), dotée de l'**X**, confirme le caractère acrocentrique des autosomes.

2. *Thallomys paedulcus* Sundevall (fig. 4).

3. *Thallomys moggi lebomboensis* Roberts (fig. 5-8).

Il n'y a pas de différences cytologiques entre ces deux espèces et je puis donc donner une description commune.

Divisions spermatogoniales (fig. 4-5). — Il y a 48 chromosomes (quelques excellentes mitoses n'en montrent cependant que 46). Un élément, plus grand que tous les autres ($7,5 \mu$) et submétacentrique ($1/4$) correspond certainement à l'**X**. La plupart des autosomes, de formes assez variées, sont acrocentriques, à l'exception de deux paires métacentriques groupant des éléments de taille moyenne. Une dizaine de chromosomes ont moins de 1μ .

Divisions méiotiques (fig. 6-8). — L'analyse des 23 tétrades autosomiques ne permet pas de certifier la présence d'éléments métacentriques. L'**X-Y** se présente sous divers aspects: d'après la figure 6, il serait de type « Rat » (**III/B**), alors que, dans la figure 7, le caractère submétacentrique de l'**X** se manifeste clairement et que la figure 8 montre un **Y** lui aussi métacentrique. La taille de cet **Y** atteint les $2/5$ de celle de l'**X** et ceci nous conduit à situer le complexe hétérochromosomique dans une catégorie intermédiaire entre **I/B** et **III/B**.

4. *Arvicanthis abyssinicus* Rüppell (fig. 9-13).

Divisions spermatogoniales (fig. 9). — Les grandes cellules montrent un nombre élevé de chromosomes, soit 62: il existe un seul élément submétacentrique de grande taille, soit l'**X**, long de 7μ et présentant un rapport des bras de $1/2$. Tous les autres chromosomes peuvent être disposés en une série où la taille décroît de 6μ à $0,8 \mu$, les plus petits étant au nombre de 12 à 14. Les autosomes, généralement acrocentriques, possèdent un bras court plus ou moins développé.

Divisions méiotiques (fig. 10-13). — D'entre les 31 bivalents de la métaphase I, l'**X-Y** attire immédiatement l'atten-

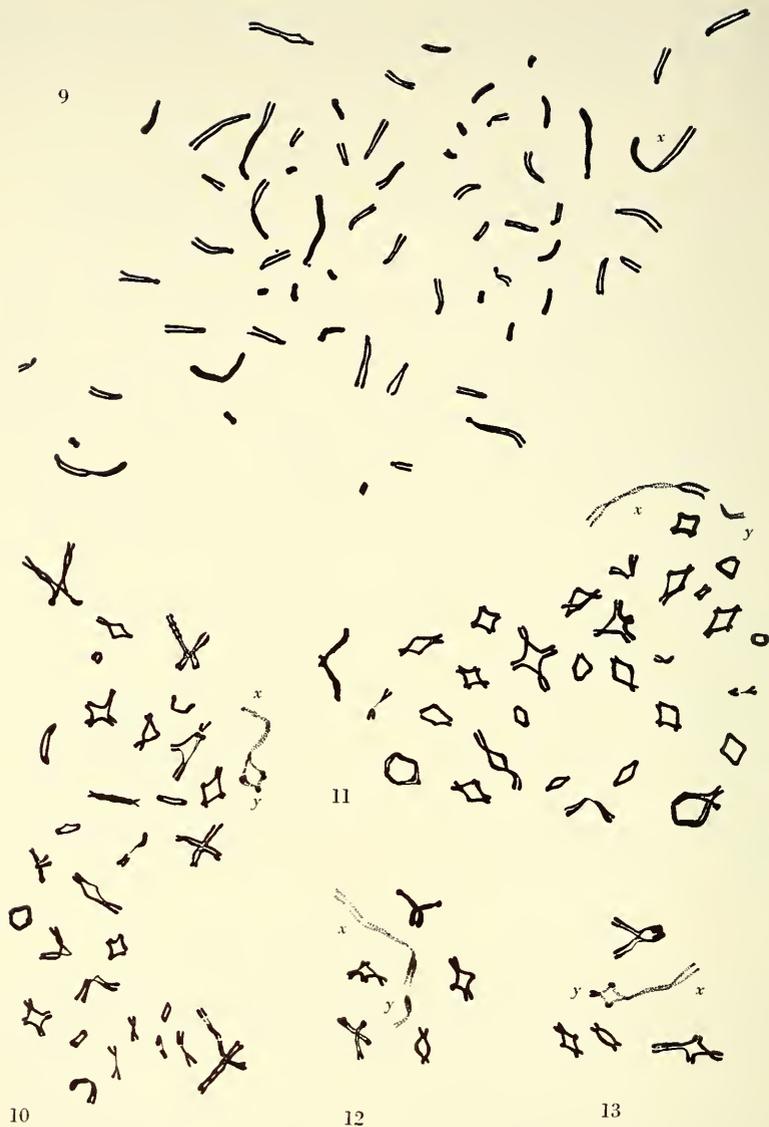


FIG. 9-13.

Arvicanthis abyssinicus.

Fig. 9. Division spermatogonale. — Fig. 10-11. Métaphases I.
 Fig. 12-13. Le bivalent sexuel à la métaphase I.

× 1.800.

tion: l'**X** correspond par sa forme au grand élément solitaire des divisions diploïdes; son bras court semble passablement contracté et retient davantage le colorant que le bras long, doué d'une légère hétérochromatie négative. L'**Y** est un petit **V** de 2 à 3 μ . Lorsque l'**X** et l'**Y** sont en contact, ils le sont par une figure losangique très semblable à un chiasma et qui est formée par l'écartement des deux chromatides du bras court de l'**X** en rapport avec les deux chromatides de l'un des bras de l'**Y** (fig. 10 et 13). Lorsque l'association est rompue, les chromatides impliquées précédemment à cette association redeviennent parallèles (fig. 11-12). Le complexe est donc du type **III/B**.

5. *Praomys jacksoni* de Winton (fig. 14-26).

Les deux individus étudiés sont d'origine congolaise. Cytologiquement, ils diffèrent profondément des *Praomys tullbergi* de Côte d'Ivoire (MATTHEY, 1958), bien que, pour ELLERMAN, *P. jacksoni* soit une sous-espèce de *P. tullbergi*. Ce cas, comme celui de *Gerbillus paeba*, de *Cricetulus barabensis* et de *Mesocricetus brandti*, soulève le problème du polymorphisme chromosomique intraspécifique qui sera discuté plus bas. Pour l'instant, je ne donne que la description du tableau chromosomique de *P. jacksoni*.

Divisions spermatogoniales (fig. 14-15 et 24). — Le nombre diploïde est égal à 28: l'**X** est un grand submetacentrique ($\frac{1}{2}$) mesurant 10 μ dans la figure 14, laquelle se rapporte à un stade prométaphasique. Cette même figure démontre la position terminale ou subterminale du centromère de tous les autres chromosomes dont la taille est comprise entre 5 et 1,5 μ . La différence de taille entre l'**X** et les autres éléments est moins accentuée dans la division (métaphase) de la figure 15; là, l'**X** mesure 6,6 μ et le plus grand autosome 5,5 μ . On remarquera, dans la figure 14, que la moitié proximale du bras long de l'**X** présente une allocyclie se manifestant par une spiralisation encore lâche.

Divisions méiotiques (fig. 16-20 et 22-26). — La structure des treize bivalents autosomiques confirme le caractère acrocentrique des chromosomes qui les forment. Le complexe sexuel présente un aspect très curieux: de part et d'autre de la zone d'union, d'apparence chiasmatisque, nous trouvons l'**Y**, complètement clivé en deux chromatides, puis l'**X**. Ce dernier est constitué de trois

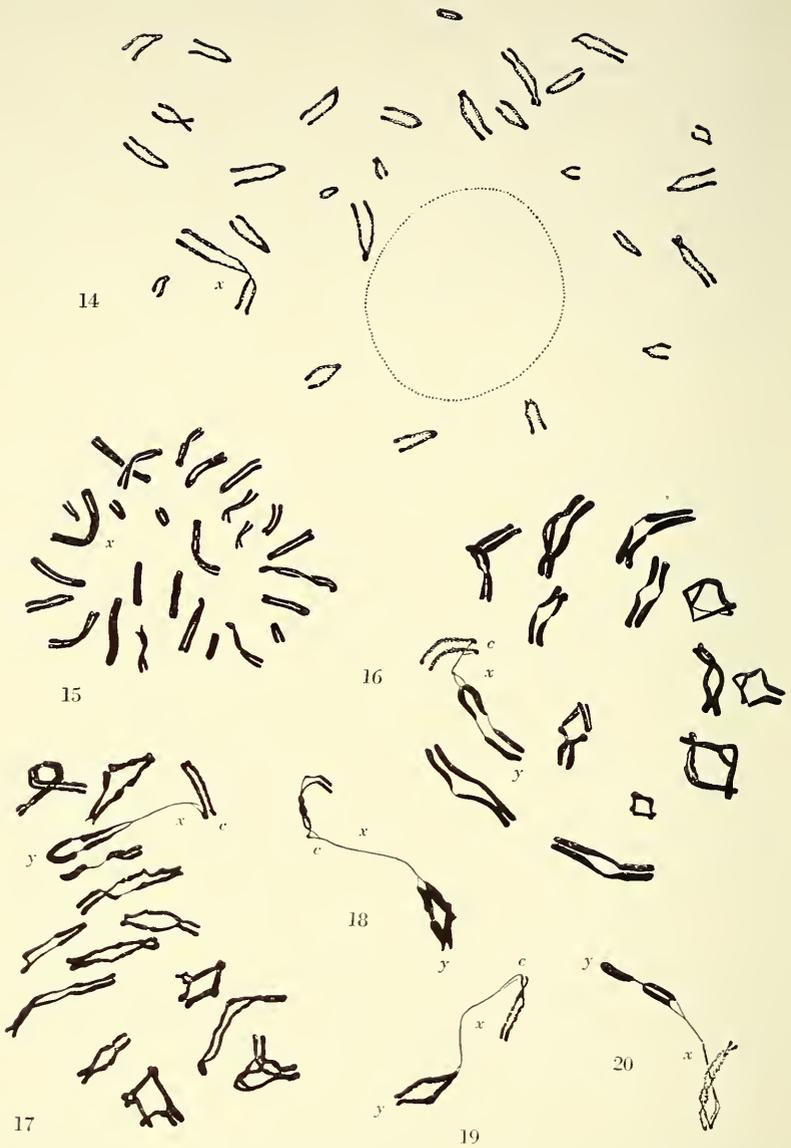


FIG. 14-20.

Praomys jacksoni.

Fig. 14-15. Divisions spermatogoniales. — Fig. 16. Métaphase I.
 Fig. 17. Métaphase I, profil. — Fig. 18-20. Le bivalent sexuel à la métaphase I.
 × 1.800.

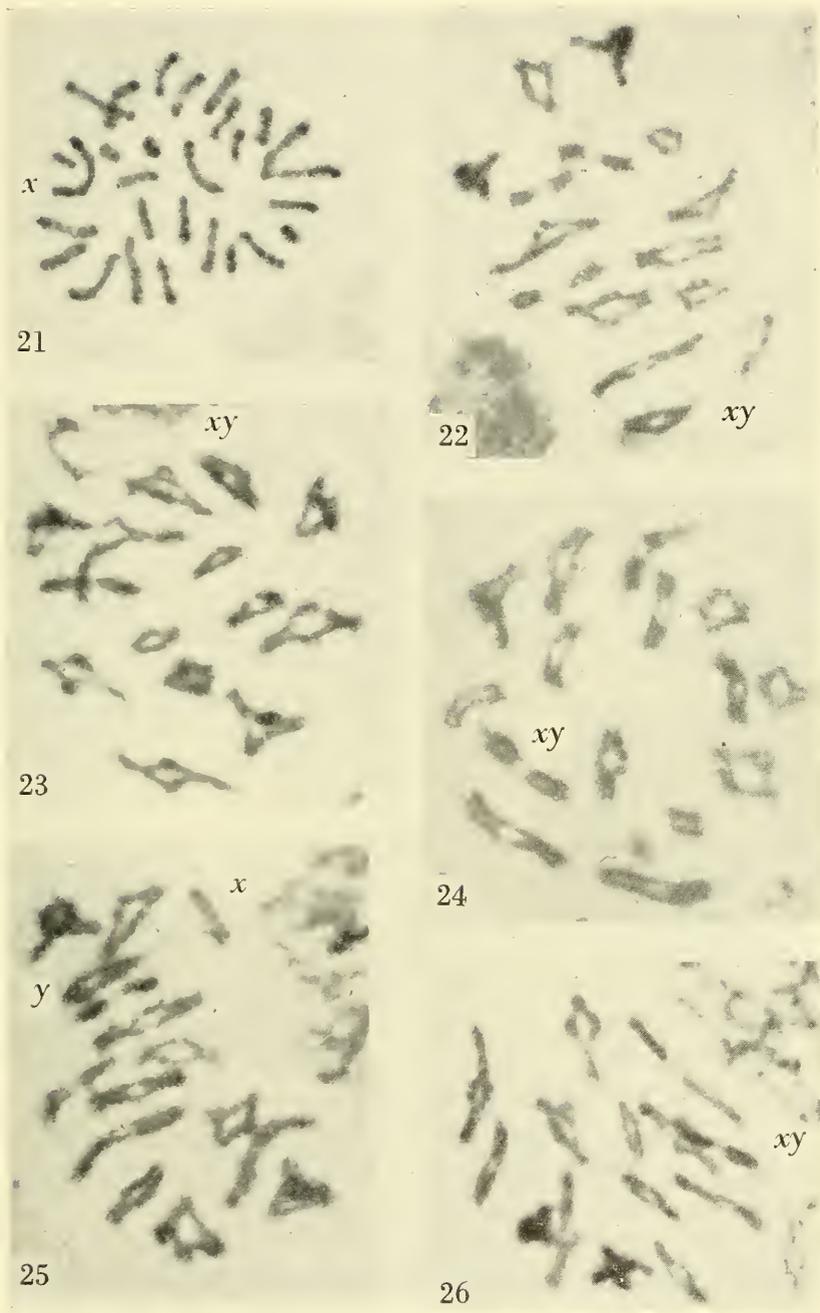
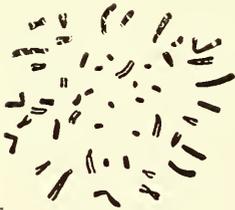


FIG. 21-26.

Praomys jacksoni.

Fig. 21 (voir fig. 15). Division spermatogoniale. — Fig. 22 (voir fig. 19). Méta-
 phase I. — Fig. 23 (voir fig. 18). Idem. — Fig. 24 (voir fig. 16). Idem. —
 Fig. 25 (voir fig. 17). Idem. — Fig. 26 (voir fig. 20). Début d'anaphase I.
 × 1.800.

parties: la première, symétrique à l'Y, est distinctement fissurée en deux chromatides massives; chacune de celles-ci s'étire en un filament très mince et très court, et ces deux filaments, se rencontrant sous un angle aigu, n'en forment plus qu'un. Nous avons alors sous les yeux la seconde partie, soit un filament grêle, allongé, flexueux, qui se dédouble à nouveau, et c'est la troisième partie, où se retrouvent deux chromatides parallèles, d'épaisseur normale, légèrement hétérochromatiques dans le sens négatif. Quelle est l'interprétation de cette structure? On pourrait supposer que la portion contractée en rapport avec l'Y correspond au bras court de l'élément submétacentrique identifié comme X dans les divisions diploïdes. Dans cette hypothèse, le centromère de l'X serait, par rapport au plan équatorial, situé symétriquement à celui de l'Y, c'est-à-dire entre les portions 1 et 2. Il me semble cependant presque certain que c'est par son bras long que l'X est associé à l'Y et que, par conséquent, le centromère se trouve entre les portions 2 et 3, cette dernière s'identifiant donc au bras court de l'X. Dans cette interprétation, la partie proximale du bras long de l'X, déjà nettement déspiralisée dans la figure 14, subirait un étirement complémentaire si fort que les deux chromatides dont il est évidemment composé se confondent apparemment en un filament unique.



27

FIG. 27.

*Lemniscomys striatus.*Division spermatogoniale.
× 1.800.6. *Lemniscomys striatus* L. (fig. 27).

Je rappelle ici que *L. barbarus* (Matthey, 1954) possède 54 chromosomes. *L. striatus* (sujet congolais) en a 48, dont quatre éléments métacentriques au moins.

La structure des hétérochromosomes n'a pu être établie avec certitude mais m'a semblé très comparable à celle observée chez *L. barbarus* (I/C).

SOUS-FAMILLE DES GERBILLINAE.

7. *Gerbillus paeba* Smith (fig. 28-31).

Divisions spermatogoniales (fig. 28-29). — Le nombre diploïde est égal à 36, 32 chromosomes étant métacentri-

ques. Les éléments peuvent être classés en une série assez régulièrement décroissante, les plus longs chromosomes mesurant 5μ , les plus petits $0,7$ à $0,8 \mu$. Il n'est pas possible d'identifier les hétéro-



FIG. 28-31.

Gerbillus pacha.

Fig. 28-29. Métaphase, prométaphase et prophase spermatogoniales.

Fig. 30. Métaphase I. — Fig. 31. Métaphase II.

× 1.800.

chromosomes, lesquels sont à chercher parmi les plus grands éléments.

Divisions méiotiques (fig. 30-31). — Les 17 bivalents autosomiques montrent, à la métaphase I, deux chiasmata généralement terminalisés. Le complexe sexuel est formé (fig. 30) d'un X métacentrique et d'un Y submétacentrique, cas habituel chez les *Gerbillinae*. A la métaphase II, l'hétérochromosome, d'aspect vésiculaire et moins colorable que les dyades autosomiques, est facilement reconnaissable (fig. 31).

SOUS-FAMILLE DES CRICETINAE.

8. *Cricetulus barabensis* Pallas (fig. 32-42).

DIVISIONS SPERMATOGONIALES (fig. 32-33 et 42). — Ce *Cricetulus* ne possède que 20 chromosomes dont l'analyse pose un problème, celui de l'identification des chromosomes sexuels dans les mitoses diploïdes des *Cricetinae* paléarctiques. D'après l'aspect de l'**X-Y** dans les divisions méiotiques, l'observateur incline à identifier, dans les mitoses, les hétérochromosomes comme de grands éléments (KOLLER, 1938; HUSTED, HOPKINS et MOORE, 1945; MATTHEY, 1952).

Or, si nous examinons la sériation des chromosomes de *C. barabensis* (fig. 42), nous pouvons la décrire comme suit: 5 paires de métacentriques, longs de 8 à 3 μ ; viennent ensuite 4 chromosomes dont deux, nettement acrocentriques, forment la septième paire, nous laissant, pour constituer la sixième, un métacentrique et un acrocentrique (submétacentrique dans la seconde sériation). Le caryogramme se termine par six très petits éléments (1,5 à 0,5 μ), probablement pourvus d'un centromère médian.

Il est évidemment possible que les hétérochromosomes soient à chercher parmi les cinq premières paires. Cependant, en raison du fait que, durant la fixation, une contraction différentielle des deux bras d'un même **V** peut intervenir, que le même phénomène se manifeste encore lors de l'écrasement, enfin, en raison de la difficulté d'appréciation de certains effets de perspective, il est possible que le même chromosome puisse se présenter sous la forme d'un métacentrique symétrique ou d'un submétacentrique. Or, la méiose nous montrant précisément un **X** symétrique et un **Y** asymétrique, il n'est pas possible d'acquiescer une certitude totale et je suis fortement enclin à admettre que ce n'est pas parmi les dix grands éléments que se trouvent les chromosomes sexuels. L'évidence est plutôt en faveur de la sixième paire. Tournons alors notre attention vers les:

DIVISIONS MÉIOTIQUES (fig. 34-41). — Les figures 34-35 se rapportent à des diploténies avancées: fig. 34: le complexe sexuel, encore vésiculeux, est aisément reconnaissable; ce complexe est nettement plus petit que les tétrades *abcde*, un peu plus volumi-

neux que la tétrade *f*, à plus forte raison que les bivalents *ghi*.
 Figure 35: ici encore, l'**X-Y** se place au sixième rang; si l'identification de *ghi* ne pose pas de problème, celle de *e* et de *f* est un peu



FIG. 32-41.

Cricetulus barabensis.

Fig. 32-33. Divisions spermatogoniales. — Fig. 34-36. Diploténies et diacinèses.
 — Fig. 37-38. Métaphases I. — Fig. 39. Le bivalent sexuel à la métaphase I.
 Fig. 40-41. Métaphases II. × 1.800.

moins certaine. La figure 36 est diacinétique: si le complexe sexuel est bien à 11 heures, c'est encore au sixième rang qu'il se place et les métaphases I (fig. 37-38) confirment encore cette conclusion bien

que, étant donné la forte condensation des tétrades, l'appréciation des dimensions respectives de tous les bivalents soit difficile. Les métaphases II (fig. 40-41) justifient encore ce classement, la distinction Xf ou Yf demeurant passablement arbitraire.

Ces constatations m'ont amené à revoir le cas des *Cricetinae* à 22 chromosomes, *Cricetulus griseus*, *Cricetulus migratorius* et *Cricetus cricetus* (MATHEY, 1952, 1953, 1957), espèces chez lesquelles j'ai admis que les hétérochromosomes étaient à chercher parmi les

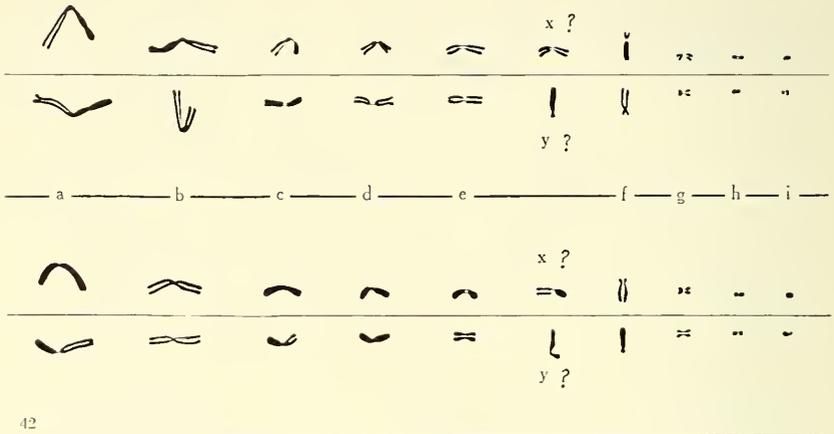


FIG. 42.

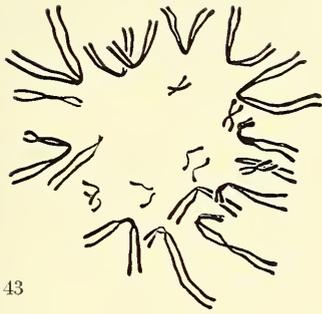
Cricetulus barabensis.

Sériations des chromosomes des fig. 32-33.

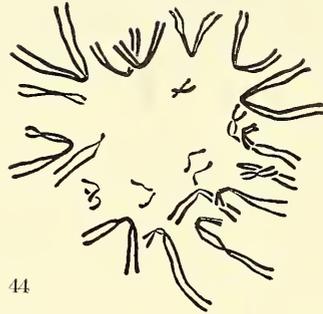
plus grands éléments. Je donnerai ici les résultats relatifs à *Cricetus cricetus*, seule espèce pour laquelle j'ai pu me procurer du matériel supplémentaire. D'autre part, le cas plus compliqué des formes à 42 et 44 chromosomes (*Mesocricetus brandti* et *M. auratus*) sera analysé ultérieurement.

9. *Cricetus cricetus* L. (fig. 43-50).

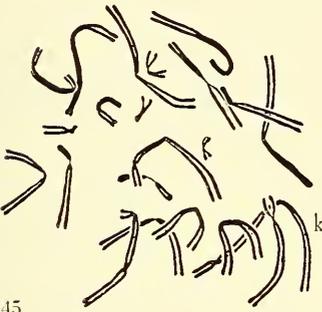
On sait (MATHEY, 1952) que ce Hamster possède 22 chromosomes. Dans le travail en question, basé sur des coupes de testicule fixé au Flemming-Heitz, je n'avais pu donner qu'une figure insuffisante de division spermatogoniale. Les dimensions de l' X et de l' Y à la métaphase I m'avaient conduit à considérer comme hétéro-



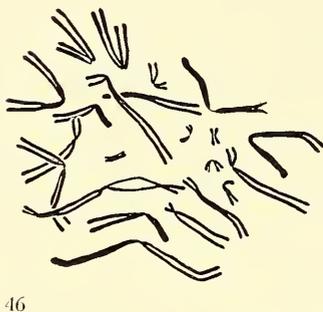
43



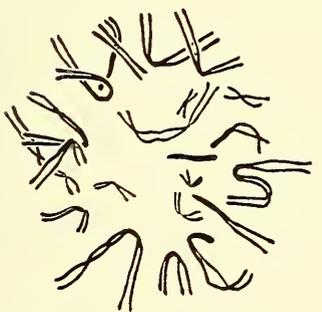
44



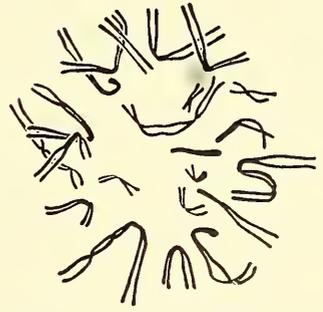
45



46



47



48

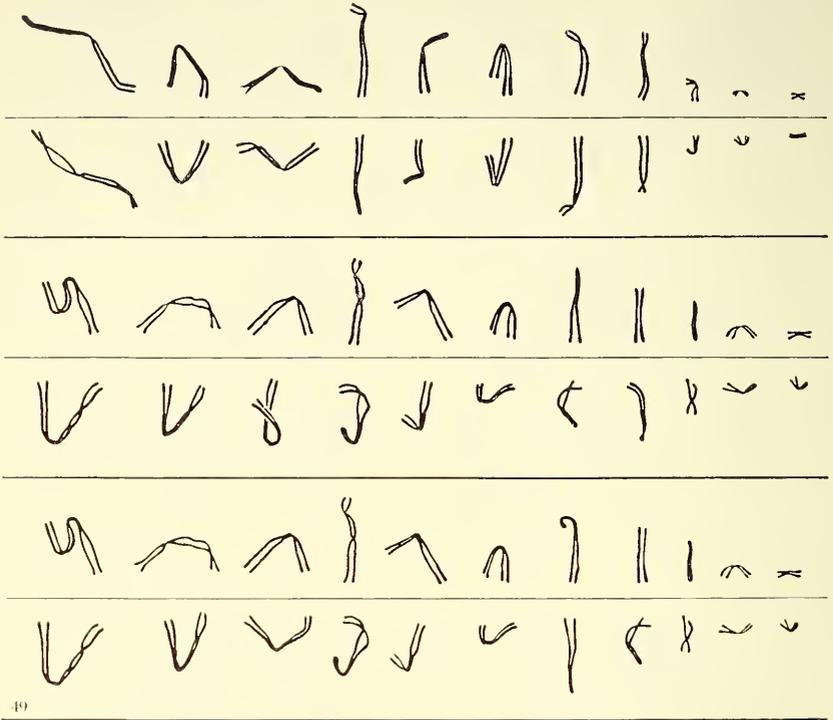
FIG. 43-48.

Cricetus cricetus.

Fig. 43-45. Divisions somatiques dans la rate (femelle). — Fig. 46-48. Idem (mâle). Les figures 43 et 44, 47 et 48, proposent les deux seules interprétations possibles d'une même mitose.
 × 1.800.

chromosomes les deux plus grands éléments, l'un métacentrique, l'autre submétacentrique.

Cette identification, remise en question par les constatations faites chez *Cricetulus barabensis*, devait être revue. J'ai utilisé à



49

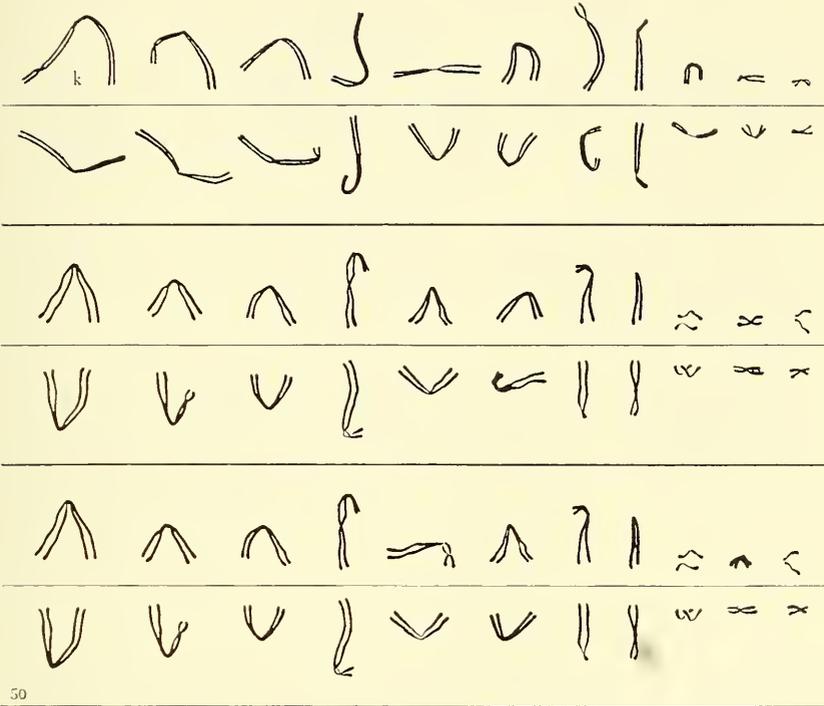
FIG. 49.

Cricetus cricetus.

Sériations des chromosomes des fig. 46 et 47, 48 (les deux interprétations), Mâle.

cette fin des « squashes » confectionnés à partir de la rate d'un mâle et d'une femelle adultes. D'entre les nombreuses mitoses que j'ai examinées, j'en ai finalement retenu deux pour chacun des sexes. La figure 45 (♀) et la figure 46 (♂) sont absolument claires et les dessins correspondent à la seule interprétation possible des préparations originales. Les figures 43-44 (♀) et 47-48 (♂) se rapportent à des cinèses où l'observateur peut hésiter entre deux interprétations, d'ailleurs très voisines l'une de l'autre.

Les sériations (fig. 49-50) nous amènent aux conclusions suivantes: dans les deux sexes, les six plus petits chromosomes sont évidemment les homologues des couples *ghi* de *Cricetulus*. Chez le ♂, comme chez la ♀, il est impossible de distinguer une paire hétéro-



50

FIG. 50.
Cricetus cricetus.

Sériations des chromosomes des fig. 45 et 43, 44 (les deux interprétations),
Femelle.

morphe parmi les six premiers couples, formés d'éléments métacentriques, à la seule exception de la quatrième qui associe deux sub-métacentriques très asymétriques (1/4). Ce sont donc les paires 7 et 8 qui, chez le ♂, sont le plus difficile à constituer correctement. Mais, comme cette difficulté existe au même degré chez la ♀, nous devons affirmer que les divisions diploïdes ne permettent pas l'identification certaine des hétérochromosomes.

La figure 45 (fig. 50, 1^{re} rangée) eût-elle été trouvée chez un mâle que le chromosome désigné par la lettre *k* aurait été certainement considéré comme chromosome **X**. Et, pourtant, cette figure illustre une cinèse femelle ! Ceci montre que les causes techniques

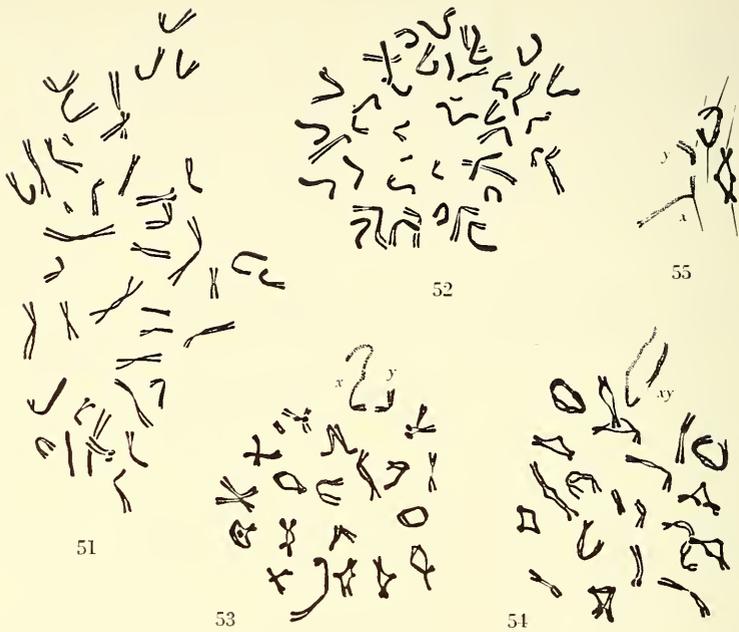


FIG. 51-55.

Mesocricetus brandti.

Fig. 51-52. Divisions spermatogoniales. — Fig. 53-54. Métaphases I.
Fig. 55. Le bivalent sexuel au début de l'anaphase I.
× 1.800.

et optiques invoquées plus haut peuvent induire l'observateur à décrire comme hétéromorphe une paire qui ne l'est pas, comme l'exemple de *Cricetulus barabensis* démontre la prudence qui s'impose lorsqu'il s'agit de conclure de l'aspect méiotique à l'aspect mitotique.

10. *Mesocricetus brandti* Nehring (fig. 51-55).

J'ai décrit, en 1953, les chromosomes de cette espèce, au nombre de 42. Mon matériel, deux jeunes mâles originaires d'Iran, ne ren-

fermaient que des divisions diploïdes. Or, plusieurs systématiciens m'ont fait part de leur répugnance à admettre que *M. brandti* différât spécifiquement de *M. auratus* ($2N = 44$). Ayant reçu du Dr WORONTZOFF un couple de *M. brandti* provenant de la région d'Erivan (Caucase), je puis confirmer mes numérations de 1953 et présenter également les divisions méiotiques.

Divisions spermatogoniales (fig. 51-53). — Le nombre diploïde de 42 est hors de doute. La morphologie très variée des chromosomes, dont beaucoup sont métacentriques, rend très difficile une comparaison avec *M. auratus* et le chromosome **X** ne peut être identifié.

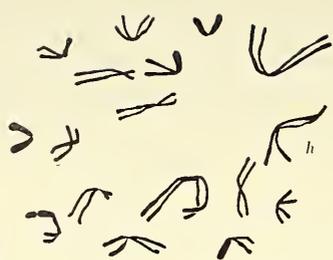
Divisions méiotiques (fig. 53-55). — Les 20 tétrades autosomiques et l'**X-Y** nous amènent au chiffre de 21 bivalents. L'**X** est grand (7μ), submétacentrique (1/4-1/5), l'**Y** se présentant comme un petit **V** ($2,4 \mu$) à branches égales.

Note biologique. — J'ajouterai que le mâle de *M. brandti* a cohabité durant trois mois avec une femelle de *M. auratus*, sans aucun résultat. Inversement, la femelle de *M. brandti* a successivement tué trois mâles de *M. auratus*. L'indépendance spécifique de *M. brandti* semble évidente.

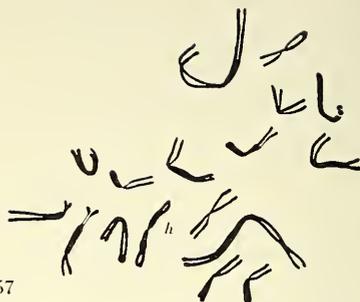
SOUS-FAMILLE DES MICROTINAE.

11. *Microtus (Chilotus) oregoni* Bach. (fig. 56-62).

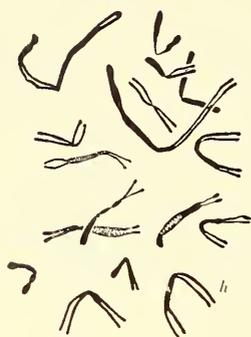
En 1956 et 1957, j'ai décrit les chromosomes de *M. oregoni* ♂ et montré que l'équipement chromosomique extraordinaire de ce Campagnol était très semblable à celui d'*Ellobius lutescens* où il existe, dans les deux sexes, 17 chromosomes. N'ayant jusqu'ici disposé que de sujets mâles de *M. oregoni*, il était indispensable d'examiner la femelle qui, *a priori*, pouvait être dotée de 18 chromosomes (♀ **X-X**; ♂ **X-O**) ou de 17, comme *Ellobius* (♀ **X-X** liés; ♂ **X-Y** liés ?). Dans une note récente (MATHEY, 1958), j'ai montré que le nombre diploïde de la femelle était de 17, comme chez le mâle. La ressemblance avec *Ellobius* est donc fascinante: cependant, chez ce dernier, l'élément impair, identique dans les deux sexes, est le plus petit de tous les chromosomes et en forme de **V** symétrique. Chez *M. oregoni* ♂, (voir MATHEY, 1957), le chromosome impair est le septième par ordre de grandeur et figure un acrocen-



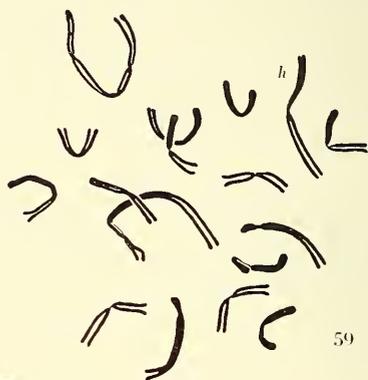
56



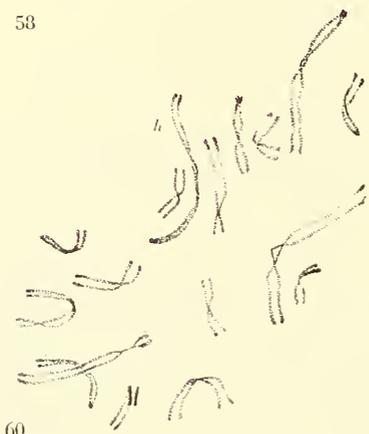
57



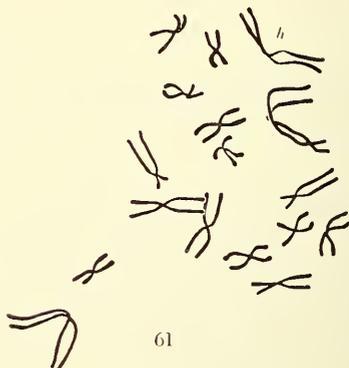
58



59



60



61

FIG. 56-61.

Microtus oregoni, femelle.

Fig. 56-58. Divisions somatiques des cellules folliculaires.

Fig. 59-61. Divisions somatiques dans la rate.

× 1.800.

trique dont le bras court, bien distinct, est égal au cinquième du bras long. De plus, la région centromérique, curieusement étirée et allongée, permet de distinguer cet élément de ceux de la seule paire d'autosomes avec lesquels il pourrait être confondu, ceux de la troisième paire. Ainsi, le génome du ♂ se compose de 6 métacentriques et de 3 acrocentriques. Chez la femelle, j'ai étudié de nombreuses mitoses et figuré trois divisions provenant des cellules folliculaires ovariennes et trois autres trouvées dans la rate (myéloblastes ?). Dans les figures 56-61, il est aisé de compter 17 chromosomes, mais chacune de ces figures ne montre que deux acrocentriques: l'élément impair est donc un V. Les sériations de la figure 62 confirment complètement cette observation: le chromosome sans partenaire est un métacentrique presque symétrique que ses dimensions permettent de placer immédiatement à la suite des deux autosomes les plus grands; c'est dire que, par sa longueur, il correspond exactement au double du bras long de l'élément impair du mâle. Cette constatation rend très vraisemblable l'interprétation avancée par WHITE (1957), dans sa discussion théorique du cas d'*Ellobius*: l'élément impair de la femelle serait formé de deux X unis proximale-ment par fusion centrique, celui du mâle de l'X et de l'Y associés par un mécanisme identique. La létalité des zygotes (8 + 8) ou (9 + 9) ne serait pas un désavantage sélectif chez une espèce prolifique où de meilleurs soins seraient assurés aux jeunes viables dotés de l'une des combinaisons (8 + 9). Dans le cas d'*Ellobius*, cette hypothèse se heurte au fait que l'hétérochromosome en V est identique pour les deux sexes, ce qui fait postuler des remaniements postérieurs à la fusion. Par contre, chez *M. oregoni*, l'hypothèse est pleinement satisfaisante: les deux bras du V (♀) correspondent aux deux X; le bras court du J (♂) à l'Y, le long à l'X.

Quoi qu'il en soit, *M. oregoni* illustre une fois de plus le principe du changement homologue (WHITE, 1945) dont j'ai donné de nombreux exemples (MATHEY, *passim*). Il nous démontre que les fusions centriques répétées aboutissent à ces culs-de-sac évolutifs et que la cinétique robertsonienne suit la voie $2\text{ I} \rightarrow 1\text{ V}$ (MATHEY, 1957). Enfin, que ces fusions ne se limitent pas aux autosomes mais que, atteignant les chromosomes sexuels, elles sont à l'origine de mécanismes aberrants. Dans cette voie, *M. oregoni* est un intermédiaire idéal entre les *Microtinae* « normaux » et les *Ellobius* si profondément aberrants.

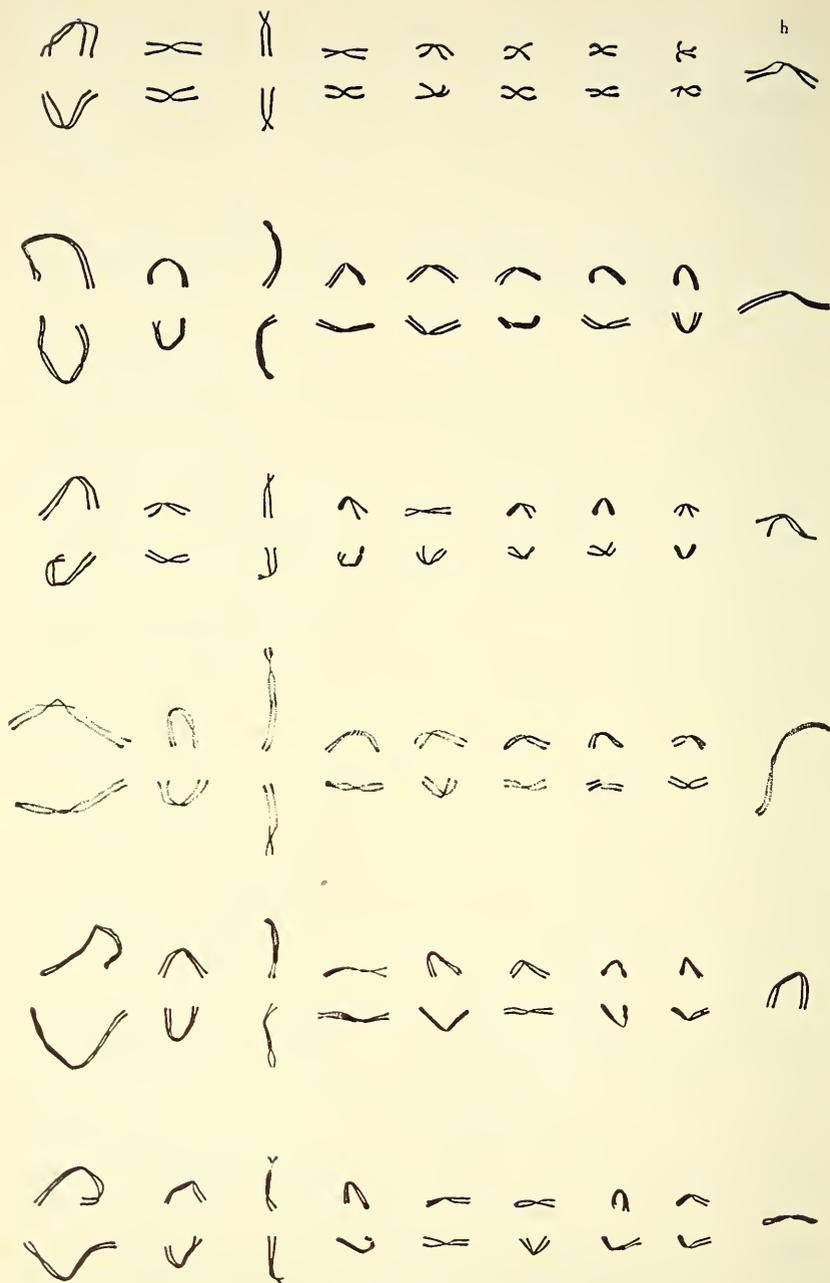


FIG. 62.

Microtus oregoni, femelle.

Sériations des chromosomes des fig. 56-61.

12. *Prometheomys schaposchnikovi* Satunin (fig. 63-64).

Une note détaillée récente (MATTHEY, 1958) a été consacrée à la cytologie de cet intéressant Rongeur. Je me bornerai donc à rappeler ici que cette espèce, dont je n'ai pu étudier que des femelles, est caractérisée par la possession de 56 chromosomes de type généralement acrocentrique (fig. 63-64).

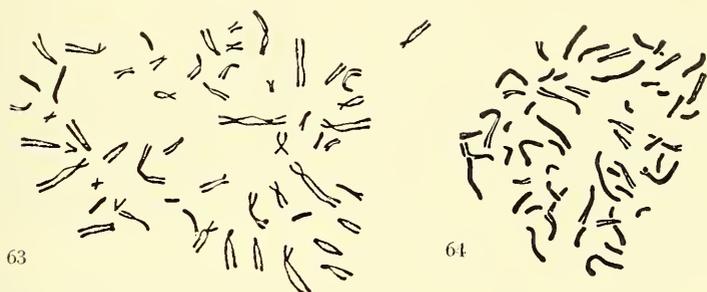


FIG. 63-64.

Prometheomys schaposchnikovi.

Divisions somatiques dans la rate de la femelle.

× 1.800.

Prometheomys se place donc, du point de vue cytologique, très loin d'*Ellobius*, alors que l'adaptation fouisseuse extrême des deux genres les ait fait souvent rapprocher (HINTON, 1926). L'opinion de VINOGRADOV (1926) et d'OGNEV (1947-50) semble par contre tout à fait valable qui rattache *Prometheomys* au groupe des *Fibrini* (*Ondatra* et genres affines).

FAMILLE DES SPALACIDAE.

13. *Spalax leucodon* Nord. (fig. 65-70).

Aucun *Spalacidae* n'a été jusqu'ici l'objet d'une étude cytologique. C'est à la suite de mes recherches sur *Ellobius* que je me suis efforcé de réunir des documents relatifs aux formes fouisseuses très spécialisées de Rongeurs; un *Bathyergidae* a été étudié (MATTHEY, 1957); voici maintenant ce qui concerne *Spalax leucodon*.

Divisions spermatogoniales (fig. 65-67). — Le nombre des chromosomes est de 48 et leurs dimensions, comme leur morphologie, sont très variées. Dans la prométaphase de la figure 65, le plus grand élément mesure $6,5 \mu$, le plus petit, $0,5 \mu$, environ. Bien qu'une sériation très précise ne soit pas possible, l'examen des figures 65 à 67 conduit à la formule suivante :

$$14 \mathbf{V} + 2 \mathbf{J} + 2 \mathbf{I} + 30 \text{ petits.}$$

Le **N. F.** serait donc supérieur à 64.

Divisions méiotiques (fig. 68-70). — Premières et secondes divisions montrent 24 constituants. L'**X-Y** à la métaphase I est du type **III/B** : l'**X** est un grand submétacentrique ($1/2$) dont le bras court, en relation avec le petit **Y**, montre une hétérochromatie positive assez marquée pour que la fissuration soit masquée à ce niveau. Le bras long est au contraire distinctement fissuré et se colore faiblement.

La formule chromosomique de *Spalax* est en somme banale et ne reflète en rien l'extrême spécialisation morphologique de l'animal.

EXISTE-T-IL UN POLYMORPHISME CHROMOSOMIQUE CHEZ LES MURIDAE ET CHEZ D'AUTRES MAMMIFÈRES ?

Dans tous mes travaux récents consacrés à la cytologie comparée des *Muridae* (1952-1958), j'ai admis, comme hypothèse de travail, qu'à des formules chromosomiques différentes correspondent des entités systématiques, différentes elles aussi. Il est nécessaire de réexaminer, à la lumière d'acquisitions nouvelles, si cette supposition demeure valable.

« Il y a ici une difficulté préjudicielle d'ordre méthodologique : que la notion d'espèce ait un caractère objectif incontestable n'est guère nié à l'heure actuelle. Mais, qu'à cette réalité s'ajoute l'élément subjectif représenté par l'appréciation du taxonomiste, variable d'un homme à l'autre, n'est pas douteux : c'est ainsi que, pour ELLERMAN et MORRISON-SCOTT (1951), *fatiai* et *multiplex* ne sont que des sous-espèces de *Pitymys subterraneus*; or, ce dernier Campagnol a 54 chromosomes, *fatiai* et *multiplex* 48 (MATHEY, 1953, 1955). Nous serions donc en présence d'une variation intraspécifique



FIG. 65-70.

Spalax leucodon.

Fig. 65-67. Divisions spermatogoniales. — Fig. 68-69. Métaphases I.

Fig. 70. Métaphase II.

× 1.800.

de la formule chromosomiale. Mais, pour ELLERMANN (1941), *fatiosi* et *multiplex* sont des espèces distinctes de *subterraneus* et nous retombons sur une variation interspécifique » (MATTHEY, 1957). *A priori*, et comme je le montrais encore dans le travail précité, « il est clair que seules les variations de type robertsonien sont pleinement compatibles avec la fécondité des hybrides: si nous avons 2 V, AB et CD, homologues de 4 I, A, B, C, D, il se formera à la méiose deux trivalents, AB/A, B et CD/C, D. A l'anaphase I, il y aura deux possibilités de ségrégation pour les deux trivalents considérés:

$$\begin{array}{ll}
 1) \quad AB & \text{et} \quad CD \\
 \quad A, B & \quad C, D \\
 2) \quad AB & \text{et} \quad C, D \\
 \quad A, B & \quad CD .
 \end{array}$$

Dans tous les cas, les gamètes seront équilibrés et l'on peut concevoir le maintien illimité d'une hétérozygotie chromosomique de ce type au sein d'une population, aussi longtemps que l'homologie primitive persistera et pour autant que l'une ou l'autre des combinaisons n'entraîne pas un avantage sélectif pour son possesseur. »

WHITE (1957) fait à ce propos une remarque suggestive, donnant une explication d'un fait signalé la même année (1954) par lui-même et par MATTHEY, à savoir que le domaine des fusions centriques est celui des grands chromosomes seulement: pour qu'un trivalent de type AB/A, B subisse une disjonction régulière en AB et (A, B), il faut qu'il y ait au moins un chiasma par bras, ce qui se réalise si les bras sont suffisamment longs. Par contre, dans un petit trivalent, l'interférence suscitée par un premier chiasma pourrait s'étendre au-delà du centromère et prévenir la formation d'un second chiasma, d'où des disjonctions irrégulières conduisant à des gamètes déséquilibrés (AB, A/B, etc...).

Examinons alors les cas qui pourraient être invoqués, chez les *Muridae*, en faveur d'un polymorphisme chromosomique intraspécifique, en laissant de côté ceux qui ont été discutés dans mes travaux antérieurs (*Microtus socialis* et *irani*, les *Arvicola*, les *Pitymys*, les *Mastomys*, les *Meriones* et les *Peromyscus*).

WHITE (1957) considère qu'un polymorphisme chromosomique existe chez *Gerbillus pyramidum*, « almost the only credible one recorded in the Mammalia ». MATTHEY (1952, 1953) a compté, chez

des spécimens algériens, 40 chromosomes, avec formation facultative d'un quadrivalent sexuel $X/A/Y/A$. WAHRMAN et ZAHAVI (1955) trouvent 52 chromosomes dans la race côtière d'Israël et 66 chez des individus provenant du Negev; aucune de ces deux races ne montre de chromosomes sexuels multiples et les différences de leurs nombres diploïdes peuvent être imputées à des fusions centriques.

Avons-nous vraiment affaire ici à trois races (ou sous-espèces) d'une même espèce? La réponse affirmative que donnent à cette question les auteurs palestiniens se fonde uniquement sur l'opinion d'un systématicien bien connu, le Dr T. C. S. MORRISON-SCOTT qui leur écrivait que les différences «that exist between the six specimens submitted are not such as would justify nomenclatural differentiation according to the normal criteria used in taxonomy. I should not have called them different races».

Dès lors, il convient de réserver son opinion jusqu'au moment où des croisements entre les diverses races de *G. pyramidum* montreront si elles sont interfécondes ou non. En effet, il faut remarquer ici que MORRISON-SCOTT entre dans la catégorie des systématiciens que les Anglo-Saxons appellent «lumpers», c'est-à-dire qu'il tend à restreindre énormément le nombre des espèces, ce dont témoigne l'exemple précité des *Pitymys*, et, plus généralement, les deux grands ouvrages auxquels il a collaboré (Checklist of Palaearctic and Indian Mammals et Southern-african Mammals). Ceci nous amène à parler de *Gerbillus paeba*: pour ELLERMAN (1941), il s'agit d'une «bonne» espèce et même du chef de file d'un groupe d'espèces, alors que, dans la monographie d'ELLERMAN, MORRISON-SCOTT et HAYMAN (1953), il est ravalé au rang d'une sous-espèce de *G. gerbillus*. Or, entre *G. gerbillus* et *G. paeba*, il n'y a, cytologiquement, aucun point commun: *G. gerbillus* (MATTHEY, 1954; WAHRMANN et ZAHAVI, 1955) a 43 chromosomes, le N. F. étant voisin de 80, et des chromosomes sexuels multiples de type $X-Y_1Y_2$. *G. paeba* (voir plus haut) a 36 chromosomes, un N. F. voisin de 70 et ses hétérochromosomes relèvent du schéma classique $X-Y$ chez le mâle. Nous pouvons, sans hésiter, exclure l'hypothèse d'une interfécondité d'hybrides éventuels et revenir au point de vue soutenu par ELLERMAN en 1941. Il me semble très probable que les trois prétendues «races» de *G. pyramidum* correspondent à trois espèces distinctes.

Mesocricetus brandti ($2N = 42$) est, pour ELLERMAN (1941) une sous-espèce de *M. auratus* ($2N = 44$). Mais AHARONI en faisait une race de *M. raddei* dont le même ELLERMAN admet l'indépendance spécifique, comme celle de *M. newtoni*. Il y a donc, pour cet auteur, trois espèces de *Mesocricetus*. Antérieurement, TROUËSSART (1904) admettait, à la suite de NEHRING, l'existence de six espèces, dont *auratus* et *brandti*. Et voici que, pour ELLERMAN et MORRISON-SCOTT, il n'y a plus qu'une espèce et tous les *Mesocricetus* sont des *auratus*. Ici encore, il n'y a pas de raison probante pour parler d'un polymorphisme chromosomique.

Considérons maintenant le cas de *Cricetulus barabensis* où j'ai compté 20 chromosomes, alors que *C. griseus* (MATTHEY, 1952) en possède 22. La différence n'est sûrement pas robertsonienne: si le lecteur veut bien se reporter à la figure 42 de ce travail, à la figure 36 de mon travail de 1957 (*C. migratorius*), à la figure 55 de mon travail de 1952 (*C. griseus*), il constatera que ces deux dernières espèces ne présentent pas de différences entre elles mais qu'elles diffèrent de *C. barabensis*, la comparaison révélant:

1) qu'il y a homologie morphologique évidente entre les paires *g, h, i* de *C. barabensis* et les six plus petits chromosomes des deux autres espèces; 2) qu'il y a homologie probable entre les paires *a, b, c, d, e, X-Y* de *C. barabensis* et les douze plus grands éléments de *C. griseus* ou de *C. migratorius*; 3) qu'il nous reste alors, chez *C. barabensis*, un couple unique de chromosomes acrocentriques dont chaque constituant mesure $2,5 \mu$, dimensions qui permettent de classer ces éléments immédiatement avant les trois paires *ghi*. A ces deux acrocentriques, longs au total de 5μ , s'opposent, chez les *Cricetulus* à 22 chromosomes, quatre éléments métacentriques qui, aboutés, mesurent 17μ ! La comparaison des figures utilisées semble valable, la paire *a* étant formée dans les trois cas d'éléments atteignant très exactement 8μ .

Il est donc difficile de passer de l'une de ces formules à l'autre, l'hypothèse la plus vraisemblable étant que six bras des deux couples métacentriques de *C. griseus* ont été transloqués sur d'autres chromosomes, chez *C. barabensis*. Et, étant donné que ce dernier s'éloigne plus encore de la valeur modale des *Muridae* ($= 48$) que *C. griseus*, il est logique d'admettre que la transformation s'est faite dans le sens $22 \rightarrow 20$.

C. griseus est-il vraiment une sous-espèce de *C. barabensis* ? Ce dernier, sous sa forme typique, est un animal sibérien, découvert par PALLAS sur les rives de l'Ob. *C. griseus* est un Rongeur de Mongolie, dont ARGYROPOULO, dans sa révision des *Cricetinae* (1933) ne parle pas. Il semble donc que ce soit ELLERMAN (1941) qui ait rattaché *griseus* à *barabensis* et constitué les « groupes d'espèces » qui figurent dans son catalogue. Il est curieux de voir *C. griseus* et *C. migratorius* affectés à deux groupes distincts alors que leurs formules chromosomiques sont quantitativement ($2N = 22$) et qualitativement identiques, tandis que *C. griseus* et *C. barabensis* représenteraient deux sous-espèces. Une interfécondité complète de ces deux formes semble exclue, en raison de la nature des différences de leurs garnitures chromosomiales.

C'est ici le lieu de citer le cas des *Acomys*, étudié par ZAHAVI et WAHRMAN (1956). *A. cahirinus cahirinus* d'Israël a 38 chromosomes, soit 34 métacentriques, 4 petits éléments et l'**X-Y** (**N. F.** = 68-72). *A. cahirinus nesiotés* de Chypre a également 38 chromosomes; le nombre de **V** est réduit à 30, celui des petits éléments à 2, mais il apparaît en outre 4 autosomes acrocentriques (**N. F.** = 66-68). ZAHAVI et WAHRMAN ne pensent pas qu'il s'agisse d'un processus robertsonien et postulent des réarrangements structuraux plus compliqués. Personnellement, je suis enclin à homologuer deux **V** de *cahirinus* à quatre **I** de *nesiotés* et à admettre, chez ce dernier, la disparition d'un couple de petits éléments devenus sans importance génétique: une telle hypothèse est rendue vraisemblable par les observations que j'ai faites relativement aux *m*-chromosomes des *Chamaeleontidae* (1957).

En tout état de cause, BATE, qui a décrit *nesiotés* (1903), le considérait comme une espèce valable et ELLERMAN en fait une sous-espèce, non de *cahirinus* mais de *dimidiatus* ! La conspécificité *cahirinus-nesiotés* n'est donc en rien prouvée, bien qu'elle soit proposée par ELLERMAN, MORRISON-SCOTT et HAYMAN (1951) dans leur catalogue des Mammifères paléarctiques dont j'ai souligné les tendances par trop unificatrices.

Praomys jacksoni est considéré par ELLERMAN comme une sous-espèce de *P. tullbergi* dont j'ai étudié des représentants provenant de la Côte d'Ivoire (MATTHEY, 1958). Ici, cette assertion dépasse les bornes de la vraisemblance: la forme type possède 34 chromosomes acrocentriques dont un **X-Y** de type Rat (III/B). *P. jacksoni*

(Congo) a, nous l'avons vu, 28 chromosomes acrocentriques, à l'exception de l'**X** sub-métacentrique ($\frac{1}{2}$) et peut-être de l'**Y**. L'**X**, particulièrement grand, présente un comportement méiotique très spécial décrit plus haut en détails. Il est bien difficile de dériver l'une de ces formules de l'autre, plus difficile encore d'admettre une interfécondité totale. *P. jacksoni* doit être spécifiquement séparé de *P. tullbergi*, exactement comme *Mastomys erythroleucus* doit être distingué de *M. coucha*, coupure qui a été simultanément établie par les études morphologiques de PETER (1957) et par mon analyse cytologique (1958).

En résumé, il me semble clair qu'un polymorphisme chromosomique intraspécifique chez les *Muridae* n'a jusqu'ici jamais été observé et que les cas que l'on pourrait citer s'expliquent plus simplement en admettant des fautes d'interprétation de la part des taxonomistes. Ceux-ci ont d'ailleurs une tâche si difficile qu'ils devraient être heureux que la Cytologie comparée mette à leur disposition un critère qui n'est sans doute pas absolu, mais qui a cet énorme avantage d'autoriser un pronostic sur la probabilité d'une interfécondité totale entre deux entités systématiques.

Le polymorphisme chromosomique existe-t-il chez d'autres Mammifères ? Le cas de l'Homme est très douteux et il est bien probable que le nombre diploïde de 46 est caractéristique pour notre espèce. Il ne reste alors plus que celui d'un Insectivore, *Sorex araneus*.

C'est en 1948 que mon élève, R. BOVEY, a décrit les chromosomes de cette espèce. A cette époque, la méthode du prétraitement n'avait pas été inventée et nous travaillions alors sur des coupes provenant de pièces fixées au Flemming-Heitz. Chez deux mâles, capturés en deux stations suisses situées à 100 km l'une de l'autre, l'une en plaine, l'autre à 1.500 mètres d'altitude, le comportement chromosomique est le même; il y a 23 chromosomes et un trivalent sexuel qui, *a priori*, pourrait correspondre, soit à X_1X_2-Y , soit à $X-Y_1Y_2$. N'ayant pu obtenir de *Sorex* femelles, BOVEY n'a pu choisir entre ces deux possibilités.

L'examen de la femelle par SHARMAN (1956) démontra que c'est au second schéma que nous avons affaire. SHARMAN comptait en effet 22 chromosomes dans les cinèses de la femelle, les deux **X** étant représentés par deux très grands éléments métacentriques.

Cette identification permettait à l'auteur anglais de donner une description du trivalent observé chez le mâle un peu différente de celle de BOVEY.

D'autre part, SHARMAN enregistrait, son matériel se composant de six sujets, une variation individuelle dans le nombre des autosomes, avec les valeurs extrêmes 19 et 23; cette variation est typiquement robertsonienne et le **N. F.** égal à 36 (pour BOVEY, 38), pour ces autosomes.

En 1957, FORD, HAMERTON et SHARMAN étendaient leur enquête à 50 *Sorex* et confirmaient les résultats de SHARMAN: chez le mâle, le nombre diploïde varie, d'un individu à l'autre, de 22 à 27, chez la femelle, de 22 à 25; le **N. F.** autosomique est constant et égal à 36. L'analyse montre que le complexe sexuel du mâle est identique chez tous les sujets, ainsi que les éléments des paires 1, 2, 3, 4, 5 et 9. Les chromosomes variables appartiennent aux couples 6, 7, 8. Cette variation est robertsonienne, chaque autosome de ces trois dernières paires pouvant être représenté par 2 **I** ou par 1 **V**. Théoriquement, il y a donc $3^3 = 27$ types cytologiques possibles, dont 15 ont été effectivement identifiés. Homozygotes et hétérozygotes forment donc, dans la région étudiée (Berkshire), un système polymorphique équilibré, le cas n'étant pas sans analogie avec celui des *Purpura* étudiés par STAIGER (1954).

Nous avons vu que, pour BOVEY, il y avait 38 bras autosomiques, alors que les *Sorex* anglais n'en possèdent que 36. Une lettre du Dr FORD, en date du 25 juin 1958, m'apprend que ce nombre de 36 a été confirmé par HAMERTON pour des Musaraignes provenant des Iles du Canal d'Islande: «We had always been puzzled by BOVEY's description and drawings of the *Sorex araneus* chromosomes and had not been able to reconcile them with our own results on British shrews. Now HAMERTON has had animals (from the Channel Islands) with chromosomes that agree with BOVEY's account. They differ from British shrews in a minimum of six changes, including the possession of one extra telocentric pair (so that the number of autosomal arms is 38 compared with 36 in British shrews.» Il apparaît probable à FORD comme à moi-même, que le polymorphisme de *Sorex araneus* s'est établi à partir de la formule continentale, postérieurement à l'isolement de la Grande-Bretagne, il y a 10.000 ou 15.000 ans.

CONCLUSIONS

1. La formule chromosomique des neuf espèces suivantes a été établie:

<i>Hybomys unvittatus</i>	2N = 48
<i>Thallomys pædulcus</i>	48
<i>Th. moggi leboemboensis</i>	48
<i>Arvicanthis abyssinicus</i>	62
<i>Praeomys jacksoni</i>	28
<i>Lemniscomys striatus</i>	48
<i>Gerbillus pæba</i>	36
<i>Cricetulus barabensis</i>	20

2. Au sujet des quatre espèces suivantes, il est donné des compléments d'information:

Cricetus cricetus.
Mesocricetus brandti.
Prometheomys schaposchnikowi.
Microtus oregoni.

3. L'identification des hétérochromosomes dans les divisions diploïdes des *Cricetinae* à 20 et 22 chromosomes est cytologiquement très difficile.

4. *Microtus oregoni* possède, dans les deux sexes, 17 chromosomes, comme *Ellobius lutescens* auquel il convient de le rattacher étroitement. L'élément impair, acrocentrique chez le ♂, métacentrique chez la ♀, correspond vraisemblablement à l'**X** et à l'**Y** chez celui-là, aux deux **X** chez celle-ci. Les deux hétérochromosomes seraient unis proximatement, conformément à l'hypothèse de WHITE.

5. *Prometheomys schaposchnikowi* a une formule chromosomique qui permet de l'incorporer à la tribu des *Fibrini*, conformément à la suggestion de VINOGRADOV. Sa ressemblance avec *Ellobius* résulte d'une convergence.

6. *Praomys jacksoni*, *Gerbillus pæba*, *Cricetulus barabensis*, *Mesocricetus brandti* doivent être considérés, non comme des sous-

espèces, mais comme des espèces valables. D'une manière plus générale, il n'y a aucun cas certain ou vraisemblable de polymorphisme chromosomique chez les *Muridae*. Une taxonomie trop centralisatrice ne semble pas justifiée dans ce groupe.

7. Pour l'ensemble des Mammifères, seul le cas de *Sorex araneus* (SHARMAN; FORD, HAMERTON et SHARMAN) est démonstratif de l'existence d'un système polymorphique équilibré.

AUTEURS CITÉS

- ARGYROPULO, A. I. 1933. *Die Gattungen und Arten der Hamster (Cricetinae Murray, 1866) der Paläarktik*. Zeitschr. Säugetierkund., 8: 129-149.
- BOVEY, R. 1949. *Les chromosomes des rongeurs et des insectivores*. R. S. Zool., 56: 371-460.
- ELLERMANN, J. R. 1940/41, 49. *The families and genera of living rodents*. Trust. Brit. Mus. London.
- and T. C. S. MORRISON-SCOTT, 1951. *Checklist of palaeartic and indian mammals*. Trust. Brit. Mus. London.
- T. C. S. MORRISON-SCOTT and R. W. HAYMAN, 1953. *Southern african mammals*. Trust. Brit. Mus. London.
- FORD, C. E., J. L. HAMERTON and G. B. SHARMAN. 1957. *Chromosomes polymorphism in the common shrew*. Nat., 180: 392-393.
- HINTON, M. A. C. 1926. *Monograph of the voles and lemmings (Microtinae) living and extinct*. Trust. Brit. Mus. London.
- HUSTED, L., J. T. HOPKINS jr. and M. B. MOORE jr. 1945. *The X-bivalent of the golden hamster*. J. Hered., 36: 93-96.
- KOLLER, P. C. 1938. *The genetical and mechanical properties of the sex-chromosomes. IV. The golden hamster*. J. Genet., 36: 177-195.
- MATHEY, R. 1952. *Chromosomes de Muridae (Microtinae et Cricetinae)*. Chromosoma, 5: 113-138.
- 1953. *Les chromosomes des Muridae*, R. S. Zool., 60: 225-283.
- 1953. *La formule chromosomique et le problème de la détermination sexuelle chez Ellobius lutescens Thomas. Rodentia-Muridae-Microtinae*. Arch. J. Klaus Stift., 28: 65-73.
- 1954. *Nouvelles recherches sur les chromosomes des Muridae*. Caryologia, 6: 1-44.
- 1955. *Nouveaux documents sur les chromosomes des Muridae. Problèmes de cytologie comparée et de taxonomie chez les Microtinae*. R. S. Zool., 62: 163-206.

- MATHEY, R. 1954. *Un cas nouveau de chromosomes sexuels multiples dans le genre Gerbillus (Rodentia-Muridae-Gerbillinae)*. *Experientia*, 10: 464.
- 1956. *Nouveaux apports à la cytologie comparée des rongeurs*. *Chromosoma*, 7: 670-692.
- 1956. *Cytologie chromosomique et systématique des Muridae*. *Mammalia*, 20: 93-123.
- 1956. *Cytologie comparée des Muridae. L'origine des Ellobii*. *Experientia*, 12: 337.
- 1957. *Cytologie comparée, systématique et phylogénie des Microtinae (Rodentia-Muridae)*. *R. S. Zool.*: 64, 39-71.
- 1957. *Cytologie et Taxonomie du genre Meriones, Illiger (Rodentia-Muridae-Gerbillinae)*. *Säugetierkund. Mitt.*, 5: 145-150.
- 1956. *La formule chromosomique de quelques Murinae (Muridae-Rodentia-Mammalia)*. *Arch. J. Klaus Stift.*, 31: 294-306.
- 1957. *Analyse cytotaixonomique de huit espèces de Muridés, Murinae, Cricetinae, Microtinae paléarctiques et nord-américains*. *Arch. J. Klaus Stift.*, 32: 385-404.
- 1958. *Les chromosomes et la position systématique de quelques Murinae africains (Mammalia-Rodentia)*. *Acta Tropica*, 15: 97-117.
- 1958. *Un nouveau type de détermination chromosomique du sexe chez les mammifères Ellobius lutescens Th. et Microtus (Chilotus) oregoni Bachm. (Muridés-Microtinés.)* *Experientia*, 14: 240.
- 1958. *La position des genres Ellobius Fischer et Prometheomys Saturnin dans la systématique des microtinés*. *R. S. Zool.*, 65: 377-383.
- MILLER, G. S. 1912. *Catalogue of the mammals of Western Europe*. *Trust. Brit. Mus. London*.
- OGNEV, S. I. 1947/50. *Mammifères de l'U.R.S.S. Rodentia*. *Moscou*.
- PETTER, F. 1957. *Remarques sur la systématique des Rattus africains et description d'une forme nouvelle de l'Air*. *Mammalia*, 21: 125-131.
- SHARMAN, G. B. 1956. *Chromosomes of the common shrew*. *Nat.*, 177: 941-942.
- STAIGER, H. 1954. *Der Chromosomendimorphismus beim Prosobranchier Purpura lapillus in Beziehung zur Oekologie der Art*. *Chromosoma*, 6: 419-478.
- TROUESSART, E. L. 1903/05. *Catalogue mammalium tam viventium quam fossilium*. *Friedländer, Berlin*.
- VINOGRADOV, B. S. 1926. *Some external and osteological characters of Prometheomys schaposchnikovi Saturnin*. *Proc. Zool. Soc., London, 1926: 401-412*.

- WAHRMAN, J. and A. ZAHAVI, 1955. *Cytological contributions to the phylogeny and classification of the rodent genus Gerbillus*. Nat., 175: 600.
- WHITE, M. J. D. 1957. *An interpretation of the unique sex-chromosome mechanism of the rodent, Ellobius lutescens Thomas*. Proc. Zool. Soc. Calcutta, Mookerjee Memor: 113-114.
- 1957. *Some general problems of chromosomal evolution and speciation in animals*. Survey Biol. Progr., 3: 109-147.
- ZAHAVI, A. and J. WAHRMAN. 1956. *Chromosomes races in the genus Acomys (Rodentia: Murinae)*. Bull. Res. Counc. Israël, 5 B: 316.
-

Das tubo-uterine Ventil beim Goldhamster*

von

BRUNO BÖGLI

Anatomisches Institut der Universität Bern
(Direktor: Prof. Dr. E. Hintzsche)

Mit 18 Textabbildungen

EINLEITUNG

Die Einmündung des Eileiters in den Uterus ist überraschenderweise, und wie man auf Grund entwicklungsgeschichtlicher Überlegungen erwarten sollte, nicht bei allen Säugetieren gleich gebaut. Der Ovidukt kann entweder wie beim Mensch kontinuierlich und trichterartig in den Fruchthalter übergehen, oder die uterine Tubenmündung wird durch einen *M. sphincter tubaricus* oder durch Schleimhautbildungen (Zotten, Leisten) reguliert. Auf Grund solcher Reglereinrichtungen prägte ANDERSON (1928) den Namen „tubo-uterine junction“.

Bis heute sind jedoch nur wenig Arbeiten über das tubo-uterine Ventil erschienen, obwohl dessen Morphologie und Funktion für verschiedene Fragen der normalen und pathologischen Genitalphysiologie von Bedeutung sein könnten.

1928 hat ANDERSON erstmals eingehende Untersuchungen über die Morphologie des tubo-uterinen Ventils bei 25 Tierarten angestellt. Sie fand eine grosse Verschiedenheit im Bau des tubo-uterinen Ventils und unterschied darnach 3 Hauptklassen:

1. Marsupialier.
2. Tiere mit Uterus bicornis.
3. Tiere mit Uterus simplex.

* Arbeit unter Leitung von Prof. Dr. F. Strauss.

Innerhalb jeder Hauptklasse sollte der Bau des tubo-uterinen Ventils weitgehend übereinstimmen. Nach ihrer Meinung sind jedem Haupttyp ein Sphincter tubaricus und verschiedene Mucosagebilde gemeinsam. Demgegenüber kam LEE (1928), der Meerschweinchen, Maus, Ratte, Kaninchen, Katze, Hund, Löwe und Schwein untersuchte, zum Resultat, dass ein Sphincter nicht allgemein vorkommt. KELLY (1928) versuchte beim Meerschweinchen die Tube vom Uterus her zu injizieren, was nicht gelang. Deshalb vermutete er zottenartige Leisten, die die Tubenöffnung wie ein Einwegventil verschliessen. ALDEN (1943) fand bei der weissen Maus anstelle der zahlreichen Leisten eine einzige, von der Tubenwand ausgehende Falte, welche die Öffnung verschliessen kann. Anschliessend an die Beobachtungen von KELLY untersuchten LEONARD AND PERLMAN (1949) bei der Ratte die Bedingungen des Spermindurchtrittes. Sie stellten dabei fest, dass nur artige Spermien die Tube erreichen, während Tusche und artfremder Samen das Ventil nicht passieren. So darf ein von den artigen Spermien ausgehender, biochemischer Reiz vermutet werden, der den Durchtritt ermöglicht. Den erwähnten Arbeiten fehlt die Verbindung zwischen der Morphologie des tubo-uterinen Ventils und den physiologisch-zyklischen Veränderungen am weiblichen Genitale. Das Tubenventil darf seiner Leistung wegen nicht nur statisch betrachtet werden; seine Funktion ist bestimmt ein Teil des rhythmischen Geschehens am Genitale.

EIGENE UNTERSUCHUNGEN

MATERIAL UND METHODIK

Für die Untersuchungen des tubo-uterinen Ventils und seiner Abhängigkeit vom Genitalzyklus wurde der Goldhamster (*Mesocricetus auratus* Waterhouse) gewählt, dessen viertägiger Zyklus genau bekannt und leicht zu bestimmen ist. Nach WARD (1946) werden Prooestrus, Oestrus, Metoestrus A und B unterschieden. Die Einteilung geschah wie bei BRACHER (1957) nach dem Entwicklungsalter.

An Material standen Längs- und Querschnittserien von 50 begatteten und 62 unbegatteten Tieren verschiedenen Ovulations- und Entwicklungsalters mit gleichmässigen Zeitintervallen von 2 bis 96, bezw. 372 Std. zur Verfügung. Die Objekte waren mit Bouin fixiert und über Cyclohexanon in Paraffin eingebettet worden. Die Schnittdicke betrug

bei allen Serien S μ . Die Färbung erfolgte mit Eisenhämatoxylin Weigert (= Eh), nach der Azanmethode oder mit Hämalaun-Eosin (= H—E).

BEFUNDE

1. Allgemeiner Bau von Tube und Uterus

Das Lumen des Uterus bicornis des Goldhamsters ist durch zahlreiche querstehende Schleimhautleisten stark gekammert. Fasern der uteruseigenen Muskulatur strahlen in diese Gebilde ein. An der Basis der grössern Leisten, die besonders auf der antimesometralen Seite liegen (STRAUSS, 1957), finden sich auffällige Gefässknäuel zwischen der uteruseigenen und der peritonealen Muskulatur. Auch die Uterindrüsen sind vorwiegend antimesometral gelegen. Die uteruseigene Muskulatur ist schneckengangartig angeordnet. Durch zahlreiche Gefässe von dieser getrennt, verläuft die Peritonealmuskulatur vorwiegend längs und setzt sich bis in den Ovarialsack fort.

Der Eileiter tritt an der Spitze des Uterushornes in dessen Wand ein (Abb. 1 und 2). Er schlüpft durch die Peritonealmuskulatur hindurch, ohne mit ihr eine Verbindung einzugehen (Abb. 3). Die Pars interstitialis tubae verläuft dabei gewunden in der Wand des Fruchttägers. Hier zweigen Fasern der uteruseigenen Muskulatur ab und strahlen in die Tubenmuskulatur ein (Abb. 4). Bei dieser Durchflechtung behalten Uterus- und Tubenmuskulatur ihre spiralige Verlaufsrichtung bei, so dass auch die Muskulatur der Pars interstitialis dem allgemeinen Bautypus der Abkömmlinge des Müller'schen Ganges entspricht. Ein M. sphincter tubaricus besteht beim Goldhamster nicht.

Das Tubenepithel ist prismatisch und von wechselnder Höhe. Seine Kerne sind mittelständig und locker angeordnet. In der Pars interstitialis tubae sind im Gegensatz zu den mehr cranialen Abschnitten des Eileiters keine Flimmerhaare vorhanden. Die ganze Tubenlichtung wird durch 4-5 längs verlaufende Leisten sternartig aufgeteilt. 0,2-0,5 mm oberhalb der Mündung des Oviduktes in den Uterus werden die Schleimhautleisten grösser und zahlreicher. Dadurch wird das Lumen der Mündungsstrecke stark eingengt, obwohl ihr Gesamtdurchmesser erhalten bleibt (Abb. 5).

Die Tube mündet auf einer schräg eingepflanzten, antimesometralen Papille, die 0,6—0,7 mm von der Spitze des Uterushornes entfernt ist und ca. 0,5 mm in den Uterus hineinragt. Sie ist mit

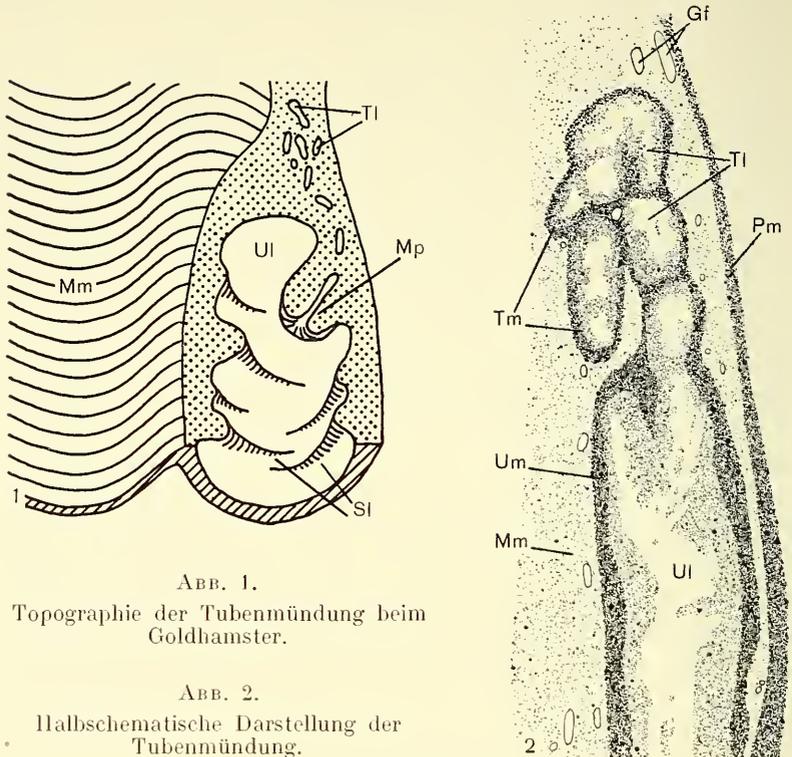


ABB. 1.

Topographie der Tubenmündung beim Goldhamster.

ABB. 2.

Halbschematische Darstellung der Tubenmündung.

ABKÜRZUNGEN

Bg	Bindegewebe	Sp	Spermien
Gf	Gefässe	Te	Tubenepithel
Lc	Leucocyten	Tl	Tubulumen
Mm	Mesometrium	Tm	Tubenmuskulatur
Mp	Mündungspapille	Ul	Uteruslumen
Pm	Peritonealmuskulatur	Um	Uterusmuskulatur
Sl	Schleimhautleisten		

einschichtig-prismatischem Epithel und Uterindrüsen bedeckt. Dieser endometriale Überzug macht die zyklischen Veränderungen des Uterus mit.

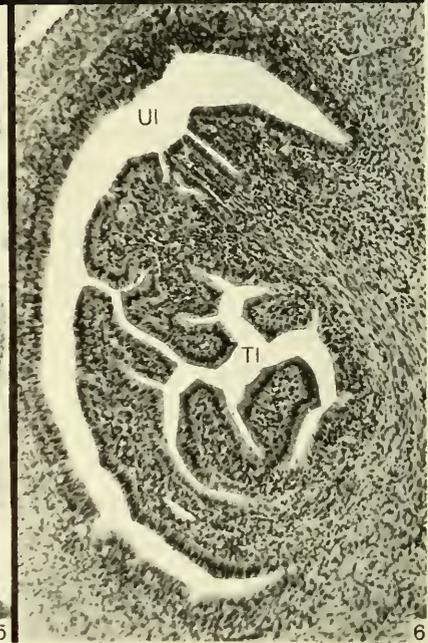
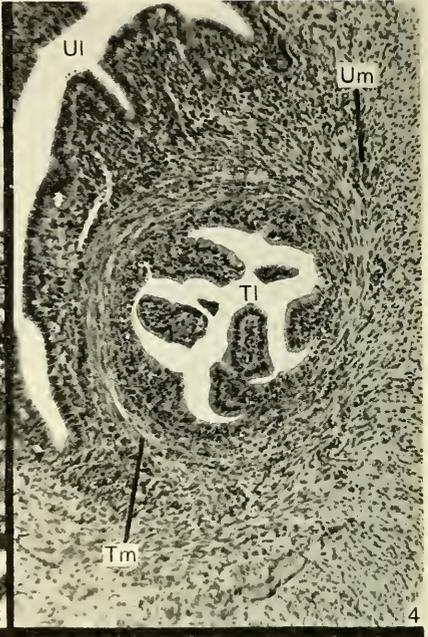
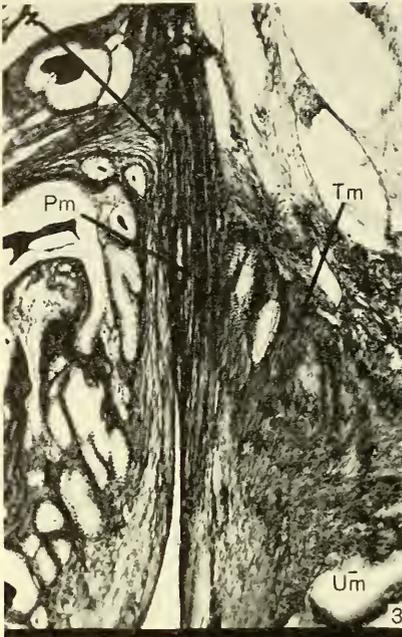
Die Tubenmündung wird von 15—20 verschieden hohen, zottenartigen Leisten kranzartig umgeben (Abb. 5 und 6). Etwa

2—5 solcher Zotten stammen aus dem Eileiter, indem sich ein Teil der Tubenleisten über die Öffnung des Oviduktes ein kurzes Stück in den Fruchthälter hinein fortsetzt. Die andern 12—20 Zotten werden von der Papille gebildet und sind somit uterine Elemente. Die beiden Zottenarten sind an dem sie bedeckenden Epitel leicht zu unterscheiden. Demnach darf angenommen werden, dass es sich bei der Mündungspapille um einen spitzennahen, handschuhfingerartig eingestülpten und antimesometralen Uterusabschnitt handelt.

Im Gebiet der Mündungspapille ist das antimesometrale Endometrium höher, lockerer und besser durchblutet als in den übrigen Bezirken der Uterusspitze. Dieser Befund steht aber nicht, wie man vielleicht vermuten könnte, im Zusammenhang mit einem mechanischen Verschluss des tubo-uterinen Ventils. Auch in den weiter caudal gelegenen Abschnitten des Uterus zeigt sich der gleiche Unterschied zwischen antimesometraler und mesometraler Schleimhaut (STRAUSS).

2. Zyklische Veränderungen und Schwangerschaft

Entsprechend der Einteilung des untersuchten Materials beginne ich die Besprechung der am Tubenventil beobachteten zyklischen Veränderungen mit dem Oestrus (Abb. 7). Beim unbegatteten Goldhamster ist das Uteruslumen während der Brunft sehr weit; seine höchsten Werte erreicht es kurz nach der Ovulation. Zu dieser Zeit kann die Papille bis 240 μ von der mesometralen Uteruswand entfernt sein (Abb. 15). Dieser grosse Abstand wird nicht etwa durch Verkleinerung der Mündungspapille erreicht, sondern durch entsprechende Aufweitung des ganzen Fruchträgers. Die Papille nimmt im Oestrus ebenfalls an der Auflockerung teil; sie wird gross und springt weit in die Lichtung hinein vor (bis 750 μ). Das Uterusepithel ist in dieser Phase hochprismatisch; die dicht gelagerten Kerne liegen basal. Die lumenseitige Epithelgrenze ist bis zur Ovulation unscharf. Die Zellen zeigen deutliche Sekretionserscheinungen und in der Lichtung lässt sich Sekret nachweisen. Nach dem Follikelsprung dagegen werden die Grenzen scharf und die Sekretion hört auf. Die gut durchblutete Mucosa uteri ist breit und aufgelockert. Die Muskulatur zeigt keine Besonderheiten. Auch das Lumen der Tube ist relativ weit. Ihr Epithel ist hoch-



prismatisch mit mittelständigen, locker angeordneten Zellkernen. Die Abgrenzung gegenüber dem Lumen ist unscharf und die Zellen sezernieren wie im Uterus. Die erhöhte Epithelaktivität ist auch an den zahlreichen Mitosen erkennbar. Vom Schleimhautbindegewebe wie von der Muskulatur ist nichts besonderes zu sagen. Die Tube ist vor und während der Ovulation ebenfalls gut durchblutet; doch nimmt die Durchblutung gegen das Ende des Oestrus zu ab. Während der Brunftphase finden sich im Gebiet der Tubenmündung auffällig viele Leucocyten; sie liegen vor allem in der Mucosa (Epithel und Tunica propria) der tubaren und uterinen Zotten der Mündungspapille. Ihre Zahl ist 6 Stunden nach der Ovulation, d.h. am Ende des Oestrus, am grössten: 40 Leucocyten pro Gesichtsfeld im Epithel und mehr als 100 im Bindegewebe.

Im *M e t o e s t r u s A* ändert sich dieses Bild nun vollständig (Abb. 8). Als erstes fällt die starke Abnahme der Durchblutung auf, als deren Folge der grösste Teil der übrigen metoestrischen Veränderungen anzusehen ist. Das Uteruslumen wird schon gegen Ende des Oestrus enger. Der Abstand der Papille von der gegenüberliegenden Wand geht auf durchschnittlich 80 μ zurück. Proportional verkleinert sich auch die Papille. Anfänglich zeigt das Uterusepithel noch den gleichen Bau wie im Oestrus nach der Ovulation. 18 Stunden post ovulationem setzt aber die Sekretion

ABB. 3.

Mündungsnaher Längsschnitt durch die Pars interstitialis tubae. Der Eileiter schlüpft bei \times mit seiner Muskulatur durch die Peritonealmuskulatur, ohne mit dieser eine Verbindung einzugehen.
H 13/52, 3/3/13; Azan, Vergr.: 58-fach.

ABB. 4.

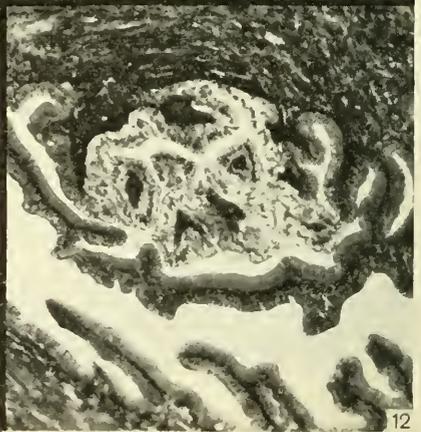
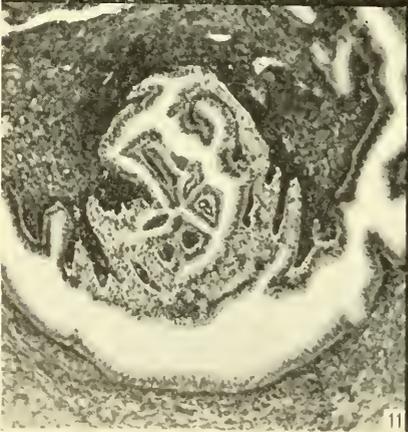
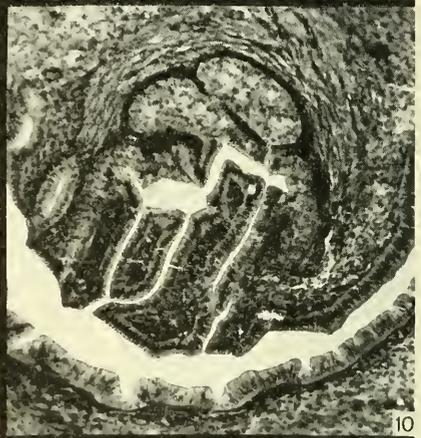
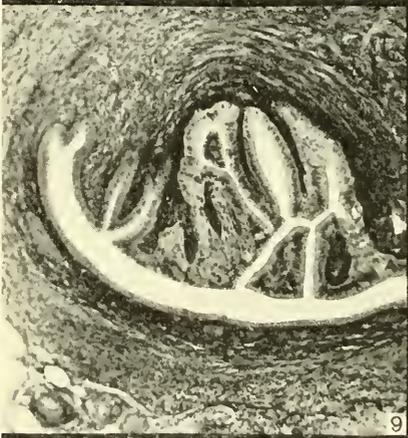
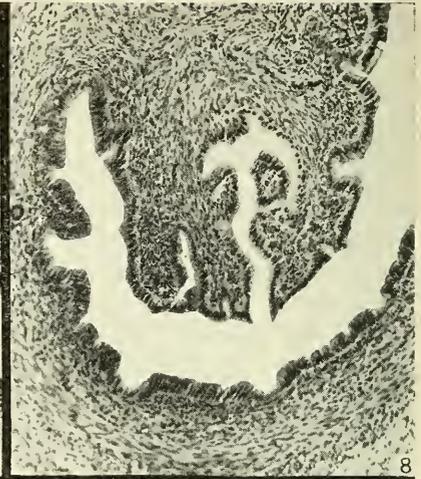
Querschnitt durch die Tubenmündung. Die Tubenmuskulatur geht kontinuierlich in die uteruseigene Muskulatur über.
H 3 lft, 13/6/2; Eh, Vergr.: 83-fach.

ABB. 5.

Längsschnitt durch die Tubenmündung. 0.2—0.5 mm oberhalb der Mündung wird das Tubenlumen durch Vergrösserung und Vermehrung der Tubenleisten eingeengt.
2/55, li/443/2/8; H-E, Vergr.: 58-fach.

ABB. 6.

Querschnitt durch die Tubenmündung. Das Uteruslumen wird durch die schräg eingepflanzte Tubenpapille eingeengt. Aus der uteruseigenen Muskulatur zweigen Fasern für die Muskelwand der Tube ab.
H 3 lft, 14/1/5; Eh, Vergr.: 83-fach.



wieder ein, wobei die Zellen etwas niedriger und ihre Lumenbegrenzung unscharf werden. Etwa von der 12. Stunde nach dem Follikelsprung an nimmt auch das Endometrium an Höhe ab und wird entsprechend dichter. Die Muskulatur bleibt unverändert. An der Tube sind die zyklischen Veränderungen weniger auffallend. Die Weite der Lichtung, die Schleimhaut mit ihren Leisten und die Muskulatur haben sich gegenüber der oestrischen Phase nicht verändert. Hingegen sind am Epithel in der 2. Hälfte des Metoestrus A keine sekretorischen Erscheinungen mehr zu erkennen. Die Tube ist innen durch niedrige Epithelzellen scharf begrenzt. Die Leucocyten nehmen im Zottenepithel zu Beginn des Metoestrus A erst noch an Zahl zu: mit einem Ovulationsalter von 12 Std. finden sich bis zu 70 weisse Blutkörperchen in einem Gesichtsfeld. Bald aber geht ihre Zahl im Bindegewebe wie im Epithel rasch zurück und sie treten dafür vermehrt im Lumen der Tubenmündung und des Uterus auf.

Gegenüber dem Metoestrus A sind die dioestrischen Veränderungen (M e t o e s t r u s B) unbedeutend (Abb. 9). Das Uteruslumen bleibt schmal. Die Papille ändert etwas ihre Form, indem sie noch weniger ins Uteruslumen vorspringt, dafür aber breitbasiger aufsitzt. Das Uterusepithel ist leicht unregelmässig; Stellen mit hochprismatischen Zellen wechseln mit solchen mit niederprismatischen Elementen ab. Sekretionserscheinungen sind deutlich. Das Myometrium ist gegenüber der vorhergehenden Zyklusphase unverändert. Die Durchblutung geht auch während des Postoestrus noch weiter zurück. Am Ovidukt sind nur geringfügige Phasenveränderungen festzustellen. So werden die Zellen des Tubenepithels wieder höher, und mit einem Ovulationsalter von 72 Std. tritt ebenfalls Sekretion wieder auf. Leucocyten fehlen jetzt fast völlig.

ABB. 7—12.

Querschnitte durch die Tubenmündung während den verschiedenen Phasen des Zyklus und der Schwangerschaft.

Vergr.: 83-fach.

Abb. 7: Oestrus, O—A: 2 Std; K 28 lft, 9/6/7; Eh.

Abb. 8: Metoestrus A, O—A: 18 Std; K 19 lft, 47/6/11, Eh.

Abb. 9: Metoestrus B, O—A: 48 Std; H 31/52, lft; 9/6/9, Azan.

Abb. 10: Prooestrus, O—A: 86 Std; K 35/53, 19/4/12, Azan.

Abb. 11: 6. Schwangerschaftstag; H 29/52, 9/2/12, Azan.

Abb. 12: 16. Schwangerschaftstag; K 93/53 rt, 10/6/10, Azan.

Auffälliger als die eben geschilderten Erscheinungen sind die Veränderungen während des *Prooestrus* (Abb. 10). Vorderhand bleibt die Gebärmutterlichtung zwar noch eng; sie erweitert sich erst zu Beginn des Oestrus. Die Papille hingegen erreicht schon in den ersten Stadien der Vorbrunft oestrische Form und Grösse. Die Epithelzellen sind wieder gleichmässig hoch und sezernieren deutlich. Die Tunica propria ist gegenüber dem Metoestrus B noch unverändert. Auch die uterine Muskulatur bietet das gleiche Bild wie im Vorstadium. Eine verstärkte Durchblutung setzt erst wieder mit Oestrusbeginn ein.

An der Tube sind Lumen, Schleimhaut, Leisten und Muskulatur noch gleich wie im Dioestrus. Sie nehmen an den zyklischen Veränderungen überhaupt nur in geringem Umfange teil. Das Epithel ist jetzt regelmässig hochprismatisch mit allen Zeichen einer Sekretion. Wie der Fruchträger wird auch die Tube schon vom Beginn des Prooestrus an wieder stärker durchblutet. Ebenso treten in den mündungsnahen Zotten vermehrt Leucocyten auf.

Um das Bild der zyklischen Veränderungen abzurunden, wurden die Erscheinungen am tubo-uterinen Ventil auch während der *Schwangerschaft* (Abb. 11 und 12) untersucht, die beim Goldhamster 16 Tage dauert. Bis zu einem Ovulationsalter von 84 Std. zeigen sich keine Unterschiede gegenüber dem nichtträchtigen Tier. Dann stellen sich naturgemäss Abweichungen vom rhythmischen Ablauf ein. Am schwangeren Tier wird um die Zeit, da sonst Prooestrus, bzw. Oestrus einsetzen, das Lumen der tubennahen Abschnitte des Uterushornes nicht erweitert; es behält vielmehr bis gegen Ende der Schwangerschaft konstant eine durchschnittliche Weite von 120μ bei. Die Tubenpapille hat während der ganzen Trächtigkeit die für den Metoestrus B beschriebene Form und Grösse. Sie sitzt also breitbasig ihrer Unterlage auf und ragt nur wenig in die Lichtung vor. Das hochprismatische Uterusepithel sondert Sekret ab. So zeigt das Endometrium bis zum 8. Schwangerschaftstag das für den Dioestrus geschilderte Bild. Es ist während dieser Zeit niedrig, kompakt und wenig durchblutet. In der ersten Trächtigkeitshälfte sind, wie beim unbegatteten Tier, auch am Myometrium des cranialen Fruchthalterendes der graviden Objekte keine Besonderheiten festzustellen. Nach dem 8. Tag jedoch beginnen sich Veränderungen abzuzeichnen. Die Uteruslichtung wird allmählich weiter; gleich-

zeitig nimmt die Leistenbildung zu, so dass die craniale Partie des Uterushornes am Ende der Schwangerschaft stark gekammert aussieht. Das Cytoplasma der Epithelzellen wird heller und eine Basalmembran deutlich sichtbar. Dabei bleiben die hochprismatischen Zellen funktionstüchtig bis zum letzten Tag der Gravidität. Mit diesen Umstellungen gehen eine starke Auflockerung und eine zunehmende Durchblutung sämtlicher uteriner Schichten parallel. An der Tube sind die Veränderungen weniger ausgeprägt. Ihr Lumen wird offenbar durch den sich vergrößernden Uterus eingeengt. Das Tubenepithel bleibt niedrig und scharf begrenzt. Anhaltspunkte für eine Sekretion fehlen. Auch hier wird das Cytoplasma der mündungsnahen Epithelzellen heller, so dass diese Elemente am Ende der Schwangerschaft optisch leer aussehen. Der Eileiter ist während der ganzen Trächtigkeit nur schwach durchblutet. Die für den oestrischen Zyklus typischen Leucocyten fehlen fast völlig.

DISKUSSION

Beim Goldhamster ist im Gegensatz zur relativ nahe verwandten Maus oder Ratte kein *M. sphincter tubaricus* vorhanden. Das stimmt mit den Angaben von LEE überein, der zeigen konnte, dass ein solcher muskulärer Verschlussmechanismus nicht allgemein vorkommt und offenbar kein ordnungs- oder familienspezifisches Merkmal darstellt. Bei der Vielzahl der Nagetiere wäre jedoch erst noch eine vergleichende Abklärung nötig. Hingegen sind beim syrischen Hamster zottenartige Gebilde an der Tubenöffnung stark ausgebildet, die, wie Injektionsversuche gezeigt haben, in Verbindung mit dem schrägen Durchtritt des Oviduktes durch die Uteruswand als Einwegventil funktionieren. Hier stellen sich jetzt verschiedene Fragen: 1. Welche Bedeutung hat prinzipiell das in verschiedenen Typen vorkommende tubo-uterine Ventil, 2. welche Aufgabe fällt ihm zu, und 3. wie kommt unter physiologischen Bedingungen sein Verschluss zustande?

Die Lumenweite ist nur in geringem Masse zyklischen Veränderungen unterworfen. In allen Stadien des Genitalrhythmus finden sich relativ enge und weite Eileiter, wenngleich auch in der ersten Oestrushälfte die Lichtung der tubaren Mündungsstrecke eher als weit angesehen werden darf. Dabei fällt auf, dass die

Tunica propria, besonders diejenige der Leisten, bei engem Lumen hoch und locker, bei klaffender Lichtung niedrig und dicht ist

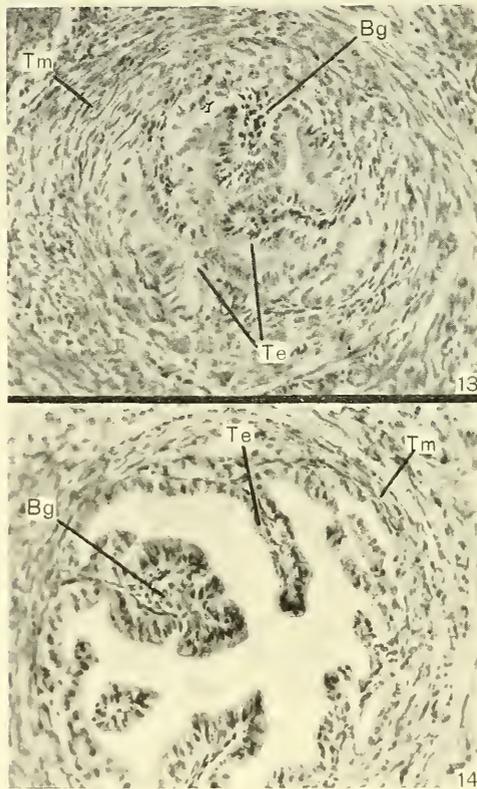


ABB. 13.

Querschnitt durch die Pars interstitialis tubae (Metoestrus A).
Das Tubenlumen ist verschlossen. Die Tunica propria der Zotten ist breit
und aufgelockert.

H 22 rt, 18/6/9; Eh, Vergr.: 150-fach.

ABB. 14.

Querschnitt durch die Pars interstitialis tubae (Metoestrus B).
Das Tubenlumen ist weit. Die Tunica propria ist schmal und kompakt.

H 9 rt, 45/5/9; Eh, Vergr.: 150-fach.

(Abb. 13 und 14). Die Muskulatur verändert sich dabei nicht.
Daraus kann man folgern, dass bei *Mesocricetus auratus* der Ver-
schluss und die Öffnung der Tubenklappe nur durch wechselnden

Flüssigkeitsgehalt des Schleimhautbindegewebes des papillaren Eileiterabschnittes und ohne Muskelwirkung erfolgen. Möglicherweise kann sich die Tubenmündung durch wechselnden Flüssigkeitsgehalt auch rhythmisch öffnen und schliessen; doch konnte bisher der physiologische Beweis dafür nicht erbracht werden. Die von LEE speziell beim Kaninchen und Schwein beobachteten Lymphspalten stützen die Hypothese eines flüssigkeitsgesteuerten Verschlussmechanismus. Von Bedeutung scheint ferner der Befund

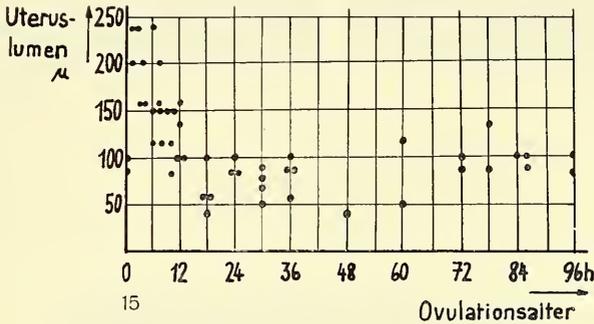


ABB. 15.

Weite des Uteruslumens auf Höhe der Tubenpapille in Relation zum Ovulationsalter beim unbegatteten Goldhamster.

zu sein, dass das tubo-uterine Ventil deutlich offen ist, wenn sich Spermien in seiner Umgebung befinden. Dies lässt einen von den Samenfäden ausgehenden enzymatischen Reiz vermuten, der den Flüssigkeitsmechanismus steuert.

Übereinstimmend mit den Untersuchungen von FREERSKEN (1943), der für eine rein mechanische Entfaltung der Organe durch vermehrte Gefässfüllung plädiert, fand ich auch beim Goldhamster eine Abhängigkeit der Lumenweite von der Durchblutung. So spielt diese Komponente bei der Funktion des tubo-uterinen Ventils sicher ebenfalls eine Rolle. Besonders die zyklischen Volumschwankungen des Uteruslumens (Abb. 15) dürften weitgehend durch eine entsprechende Gefässfüllung reguliert werden, während Endo- und Myometrium ihrer geringfügigen Änderungen wegen kaum daran beteiligt sind. Sowohl am Uterus- als auch am Tubenepithel zeigen sich rhythmische Veränderungen, indem eine sekretorische Phase mit einem Ruhestadium abwechselt (Abb. 16).

Diese Phasen stimmen bei Eileiter und Fruchträger zeitlich nicht überein. Das uterine Epithel sezerniert von 18 Std. nach dem Follikelsprung (Mitte des Metroestrus A) bis zur nächsten Ovulation, das Tubenepithel jedoch während der letzten dioestrischen Stunden

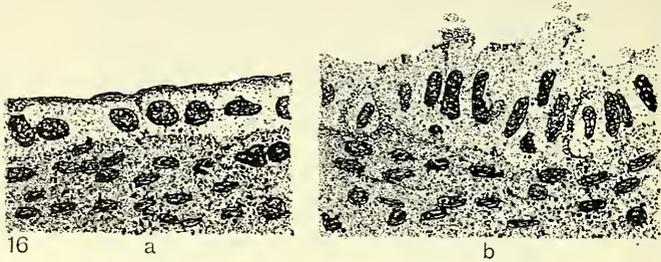


ABB. 16.

Zyklische Veränderungen am Tubenepithel.

a) Ruhephase, Metroestrus A.

b) Sekretionsphase, Prooestrus.

Zeichnung nach Photographie. Vergr.: ca. 270-fach.

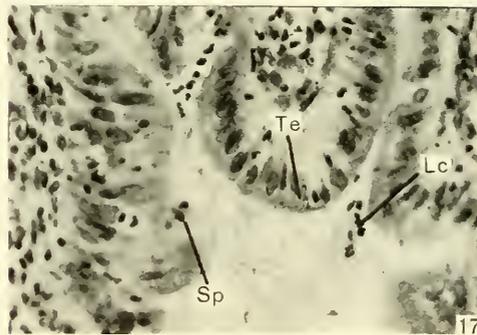


ABB. 17.

Tubenmündung im Oestrus.

Die im Lumen liegenden Leucocyten scheinen die Spermien anzulocken
H 28 lft, 26/2/5; Eh, Vergr.: 300-fach.

(etwa von 72 Std. p.o. an), des ganzen Prooestrus und Oestrus bis zum Ovulationsalter von 18 Std. Am Uterusepithel ist während der ganzen Schwangerschaft Sekretion nachzuweisen, während das am Tubenepithel nur bis zum Metroestrus B gelingt. Aus der gegenseitigen Verschiebung der tubaren und uterinen Sekretionsphase kann auf eine verschiedene Stellung der Sekrete der beiden

Schleimhäute im Genitalzyklus geschlossen werden. Auf alle Fälle ist der ganze Genitaltrakt an den zyklischen Veränderungen beteiligt, wie das FEREMUTSCH (1948) für *Ericulus setosus* und *Hemicentetes semispinosus* Cuv. dargetan hat.

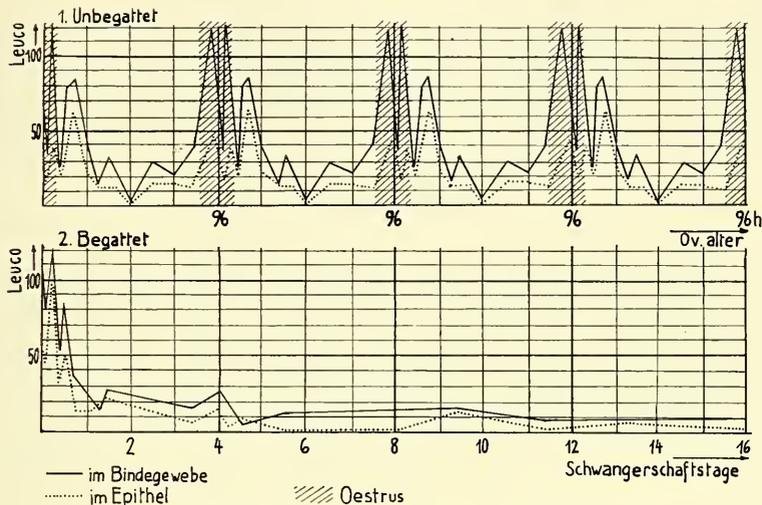


ABB. 18.

Endometriale Leucocytenkurven während des Zyklus und der Trächtigkeit (siehe Text).

In Übereinstimmung mit den Befunden von FISCHEL (1914) an der Maus, besitzt auch beim Goldhamster das Epithel des Isthmus tubae keinen Flimmerbesatz. Dies spricht im alten Streit des ciliaren und muskulären Eitransport eher für den letzteren.

Auffallend ist das Auftreten von Leucocyten an der Tubenmündung im Oestrus und frühen Metoestrus A. Sie wandern aus der Tunica propria durch das Epithel in das Lumen (Abb. 17). Ihr Durchtritt ist für die Tubenmündung spezifisch; in andern Abschnitten des Uterus und der Tube kommt er nicht vor. Er wurde beim syrischen Hamster auch für die Vagina beschrieben. So sind im Metoestrus A im Vaginalabstrich massenhaft Leucocyten vorhanden (WARD 1946). Die Vermutung liegt nahe, dass im Gebiet der Mündungspapille von den Leucocyten Wirkungen auf die Spermien ausgehen. Der regelmässige Befund einer solchen Leucocytose an der Tubenöffnung (Abb. 18) lässt sogar an eine

Anlockung der Spermien durch die Leucocyten denken. Diese Frage ist von gewisser Bedeutung für die Passage der Samenfäden durch die Tubenöffnung. Ob es sich dabei um einen Einzelbefund bei *Mesocricetus auratus* handelt oder ob Leucocyten allgemein an einem durch Schleimhautfalten regulierten Tubenventil vorkommen, ist aus dem Schrifttum nicht ersichtlich. Die möglicherweise spezifische Wechselwirkung Spermien-Leucocyten sowie die event. besondere chemische Reaktion der tubo-uterinen Verbindung sind noch abzuklären.

ZUSAMMENFASSUNG

1. Der Eileiter mündet beim Goldhamster auf einer antimesometral gelegenen, schräg eingepflanzten, 0,5 mm langen Papille, die 0,6—0,7 mm von der Spitze des Uterushornes entfernt ist. Die Mündung ist von ca. 15—20 tubaren und uterinen Schleimhautleisten umgeben. Ein M. sphincter tubaricus existiert nicht.

2. Der Verschluss des tubo-uterinen Ventils erfolgt durch Flüssigkeitsaufnahme des Schleimhautbindegewebes, besonders der Zotten.

3. Uterus- und Tubenepithel zeigen zyklische Veränderungen mit zeitlich nicht konformer Sekretion.

4. Während des Oestrus und im frühen Metoestrus A finden sich in der Mucosa der mündungsnahen Tubenabschnitte reichlich Leucocyten. Ihre Anwesenheit wird mit der Spermienpassage in Verbindung gebracht.

LITERATURVERZEICHNIS

- ALDEN, R. H. 1943. *The utero-tubal junction in the albino rat*. Anat. Rec. 85: 290-291.
- ANDERSON, D. 1928. *Comparative anatomy of the tubo-uterine junction. Histology and physiology in the sow*. Am. J. Anat. 42: 255-291.
- BLANDAU, R. J. and W. L. MONEY. 1944. *Observations on the rate of transport of spermatozoa in the female genital tract of the rat*. Anat. Rec. 90: 255-260.
- and D. L. ODOR. 1949. *The total number of spermatozoa reaching various segments of the reproductive tract in the Female albino rat at intervals after insemination*. Anat. Rec. 103: 93-110.

- BRACHER, F. 1957. *Der Cyclus des Goldhamster-Epoophorons*. Z. Anat. 120: 201-210.
- DEANSLY, R. 1938. *The reproductive cycle of the Golden Hamster*. Proc. Zool. Soc. London, A, 108: 31-37.
- FEREMUTSCH, K. 1948. *Der prae-gravide Genitaltrakt and die Praeimplantation*. Rev. suisse Zool. 55: 567-622.
- FISCHEL, A. 1914. *Zur normalen Anatomie und Physiologie der weiblichen Geschlechtsorgane von Mus decumanus, sowie über die experimentelle Erzeugung von Hydro- und Pyosalpinx*. Arch. Entw. Mech. Org. 39: 598-616.
- FREERSKEN, E. 1943. *Gestalt, Anordnung und Einbauweise der Blutgefäße als funktionsfördernde Faktoren*. Z. Anat. 112: 304-318.
- KELLY, G. L. 1928. *The utero-tubal junction in the guineapig*. Am. J. Anat. 40: 373-385.
- LEE, F. L. 1928. *The tubo-uterine junction in various mammals*. John Hopkins Hosp. Bull. 42: 335-357.
- LEONARD, S. L. and P. L. PERLMAN. 1949. *Conditions effecting the passage of spermatozoa through the uterotubal junction of the rat*. Anat. Rec. 104: 89-102.
- STRAUSS, F. 1957. *Die Implantationsvorbereitungen im Hamster-Uterus*. 53. Vers. Anat. Ges. 92-98 (1956).
- WARD, M. C. 1946. *A study of the estrus cycle and the breeding of the golden hamster, Cricetus auratus*. Anat. Rec. 94: 139-162.
-

Sur l'identité des Filaires sous-cutanées du Blaireau (*Meles meles* L.) de Suisse

par

Chusaburo SHOHO *

(Institut des maladies microbiennes de l'Université de Osaka — Japon)

Avec 3 figures dans le texte

Nous recevons de l'Institut Galli-Valerio, de Lausanne, pour détermination, deux Filaires ♀ récoltées dans le tissu sous-cutané d'un Blaireau.

La position de la vulve située dans la région céphalique permet de rattacher ces vers au genre *Filaria*.

Le Blaireau est connu comme hôte normal de *Filaria martis* Gmelin (1790), tout comme d'autres carnassiers sauvages d'Europe (*Martes m. martes*; *Mustela putorius*; *Martes foina*) (LOPEZ-NEYRA).

D'après CHABAUD et ROUSSELOT (1956), il semble qu'il existe des différences entre les descriptions de *Filaria martis* faites par SEURAT, MONNING, YORK et MAPLESTONE et PETROV.

Si l'on considère la diversité des hôtes et des lieux de récolte, il semblerait normal de trouver quelques différences.

Description des deux Filaires reçues de Lausanne

Toutes deux sont adultes et contiennent des œufs embryonnés dans les utérus. Le plus long des vers est entier, alors que l'autre est légèrement détérioré aux extrémités, aussi nous limiterons-nous à la description de l'exemplaire bien conservé.

* Adresse privée: Nakayama-Soen, Takarazuka Japon.

Corps blanchâtre, cylindrique, mince, atténué aux extrémités, surtout à la partie postérieure. La largeur maximum est de 0,468 mm. Extrémité céphalique sans lèvre. Bouche entourée par deux amphides latérales, quatre grandes papilles latéro-médianes et quatre petites papilles médio-médianes situées un peu antérieurement.



FIG. 1.



FIG. 2.

L'ouverture vulvaire, qui est large et ovoïde vue de dessous, est située ventralement entre les grandes papilles. La bouche s'ouvre près du centre de la cuticule céphalique. Elle est renforcée par un anneau chitinoïde de 0,024 mm de longueur avant le début de l'œsophage.

L'œsophage antérieur est court (0,181 mm) et est rétréci par l'anneau nerveux. L'œsophage postérieur est très long, un peu aminci au début, mais s'élargissant bientôt. Il est difficile de suivre le contour de l'œsophage au niveau des utérus remplis d'œufs embryonnés.

La couleur brunâtre de l'intestin apparaît à 32 mm de la bouche.

L'appareil génital est opisthodelphe. Au début, il est aplati dorsoventralement, avec un revêtement cuticulaire épais. Après

UNE FEMELLE FILARIA MARTIS GMELIN,

1790 DU MELES MELES EN SUISSE.

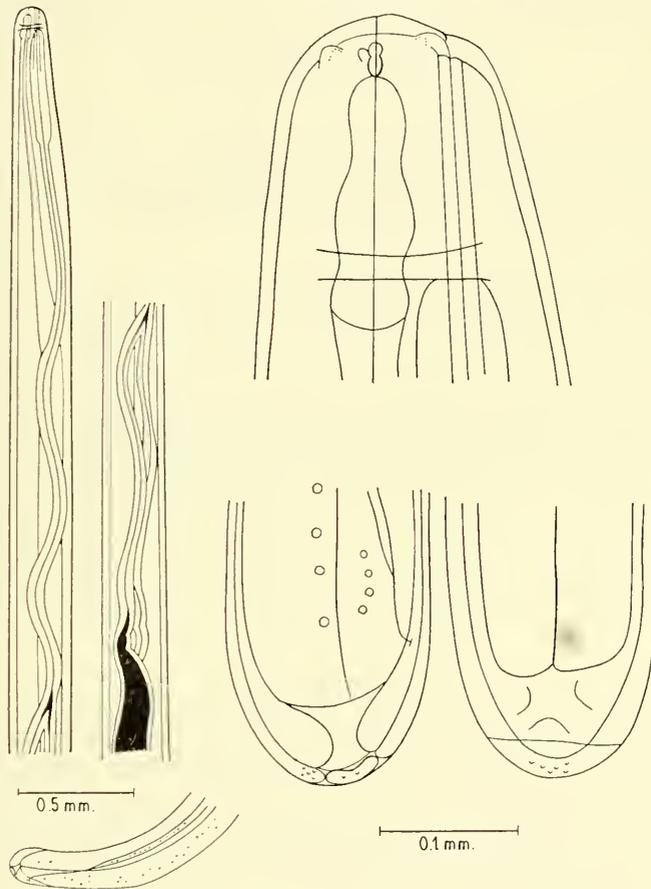


FIG. 3.

l'anneau nerveux, il est doublé de tissu musculaire très développé. Cette partie épaisse n'est pas longue (0,87 mm) et est suivie d'une portion plus fine. La partie impaire se termine à 5,45 mm de la tête et les deux branches mesurent 2,55 mm jusqu'à l'uterus.

Le tube génital, bourré d'œufs, descend jusqu'à 3,3 mm de l'extrémité caudale. Les œufs embryonnés mesurent 0,05 mm sur 0,044 mm.

La cuticule de la partie postérieure est bien marquée, avec des bosses et la queue, longue de 0,1 mm, montre l'apex peu spinulé.

REMARQUE

Ne disposant pas de toute la littérature concernant *Filaria martis*, je laisse provisoirement ma description sans commentaire. En effet, bien que se rapprochant des descriptions et des figures YORK et MAPLESTONE et de CABALLERO, mes vers s'en distinguent quelque peu.

Il sera encore nécessaire de faire des études comparatives en tenant compte des différents hôtes et des lieux de récolte: Afrique du Nord et du Sud, Europe septentrionale ou méridionale.

Les difficultés que nous avons rencontrées lors de notre récent travail sur les Setaires des bovidés et des cervidés (1958) nous font penser que les différences notées dans les descriptions de *Filaria martis* pourraient provenir du fait que l'on a affaire à plusieurs espèces.

Nous tenons à remercier ici le Dr G. Bouvier, Directeur de l'Institut Galli-Valerio à Lausanne, pour son aimable collaboration.

BIBLIOGRAPHIE

- CHABAUD, A. G. et M. Th. CHOQUET. 1953. *Nouvel essai de classification des filaires (Superfamille des Filarioïdes)*. Ann. parasit. 28: 172.
- et R. ROUSSELOT. 1956. *Sur quelques Filaires d'Afrique équatoriale*. Ann. parasit. 30: 53.
- LOPEZ-NEYRA, C. R. 1956. *Revision de la Superfamilia Filarioidea (Weinland, 1858)*. Revista Iberica d. Parasit. 16: 85.
- MONNING, H. O. 1923. *South African Parasitic Nematodes. 9th and 10th*. Rep. Dir. Vet. Educ. and Res. Onderstepoort, p. 453.
- SHOHO, C. *Die Setarien aus dem schweizerischen Reh, Capreolus capreolus* (à l'impression).
- YORK, W. and P. A. MAPLESTONE. 1926. *The Nematodes parasites of Vertebrates*. London, p. 390.

Die Setarien vom schweizerischen Reh, *Capreolus capreolus*

von

CHUSABURO SHOHO

Dr. med. vet. (Japan) *

Mit 7 Textabbildungen

1. Einleitung.
2. Frage über die Wirt-Spezifität und die differential-diagnostischen Kriterien der verschiedenen Boviden- und Cerviden-Setarien.
3. Die Setarien des Rehes in der Schweiz.
4. Diskussion und Schlussfolgerung.

1. EINLEITUNG

Die Identifizierung der Setarien von den verschiedenen Boviden und Cerviden hat eine erneute Bedeutung erhalten, seit der Arbeit der japanischen Forschungskommission über die Lenden-Parese der Schafe (und Ziegen) in Korea (1939-1944) und Japan (Schaf, Ziege und Pferd) (siehe darüber bei INNES und SHOHO (1953) und SHOHO (1954). Es handelt sich dabei um die Beschreibung der Pathogenität der bis dahin als harmlos betrachteten *Setaria digitata* (von Linstow, 1906), die ein gewöhnlicher Parasit des asiatischen Hausrindes ist, in der epizootischen Erkrankung des

* Colombo Plan Experte (Dezember 1955—Juli 1957) in Zeylan. Zur Zeit an der parasitologischen Abteilung, Institut für Mikroben-Krankheiten, Universität Osaka.

Privat-Adresse: Nakayama-Soen Takarazuka Hyogo-Ken Japan.

zentralen Nervensystems der abnormalen Wirten, Schafen, Ziegen und Pferde (eingeführte Rassen), und gleichzeitig um die Beschreibung des Lebenszyklus derselben *Setaria*, verursacht durch Moskitos, *Armigeres obturbans*, *Anopheles sinensis*, und *Aedes togoi*. Schon wurde die Synonymie der beiden Boviden-Setarien, *S. labiato-papillosa* (Alessandrini (1938) und *S. digitata*, durch PURVIS (1931) betont und danach versuchte BAYLIS (1936) in seiner Arbeit, die Setarien von Boviden und zum Teil von Cerviden (vom wilden Hirsch und Reh) provisorisch zu einer einheitlichen Art, *Setaria cervi* (Rudolphi, 1819) synonym zu betrachten. Diese letzte *Setaria* wurde beim *Cervus elaphus* in Europa gefunden. Nimmt man dies an, dann soll die Verbreitung derselben Erkrankung der Haustiere durch junge unreife wandernde *Setaria digitata* weit über ganz Asien hinaus in anderen Erdteilen möglich sein (INNES und SHOHO, 1952), weil die differential-diagnostischen Kriterien zwischen all diesen fraglichen Setarien als unbedeutende individuelle Schwankungen wertlos beurteilt sind und daher *S. cervi* überall auf der Welt als verbreitet angesehen werden kann. Gegen diese Meinung von BAYLIS nahm schon in 1946 SARWAR Stellung: *S. cervi* (Rud., 1810) sei nur mit *S. labiato-papillosa* (Aless., 1838) identisch, aber nicht mit *S. digitata*. Hiernach kann die Erkrankung nur beschränkt in Asien vorkommen. Zu dieser Anschauung schlossen sich die Autoren, wie JIMENEZ (1948), Sprent (1954), Buckley (1955) und CHABAUD et ROUSSELOT (1956), weil andere, wie BÖHM und SUPPERER (1955) immer noch an der Meinung von BAYLIS festhalten. Ebenfalls haben die Autoren eine von diesen beiden Ansichten vertreten. Also ist die Identität der beiden Boviden-Setarien noch nicht einwandfrei klar gestellt.

Seit 1950, als ich mit Dr. INNES die Zusammenarbeit anfang, habe ich versucht, womöglich viele Setarien der verschiedenen Erdteile zum persönlichen vergleichenden Studium anzusammeln. Die wertvollen zwei weiblichen Setarien vom Reh (Kanton Neuenburg, Schweiz), fielen zuerst in meine Hände durch die Freundlichkeit von Herrn Dr. G. Bouvier, Direktor des Gallivalerio Institutes, Lausanne, als ich ihn dort persönlich besuchte. Weitere Materialien von derselben Quelle wurden zum Teil nach Japan und später nach Ceylan, meiner damaligen Arbeitsstatt, geschickt. Da die letzte Sendung, die etwa 13 Individuen enthielt und darunter zum ersten Mal ein unbeschädigtes Weibchen und

ein Männchen, meine Stellungnahme über ihre Identität ermöglichte, sei hier das Resultat meiner Untersuchung behandelt.

Da, wie oben angegeben, einige Unklarheiten über die Identifizierung der Boviden- und Cerviden-Setarien herrschen, wird meine Meinung darüber vorausgeschickt, nachdem die Originalarbeiten mit Rücksicht darauf nachgeprüft werden.

2. FRAGE ÜBER DIE WIRT-SPEZIFITÄT UND DIE DIFFERENTIAL-DIAGNOSTISCHEN KRITERIEN DER VERSCHIEDENEN BOVIDEN- UND CERVIDEN-SETARIEN

Durch die klassische Literatur (ABILDGAARD, 1789), DUJARDIN (1845), DIESING (1851), MOLIN (1858), DAVAIN (1877) und COBBOLD (1879) war es uns klar, dass die beiden Setarien von Pferd und Hausrind, *S. equina* (Abildgaard, 1789) und *S. labiato-papillosa* (Alessandrini, 1838), als die selbe Art betrachtet worden waren, bis die Arbeit von PERRONCITO (1882) erschien, in welcher dieser Autor zum ersten Mal die Ansicht seines Meisters ALESSANDRINI über die Setarien des Hausrindes in Europa mit Beschreibung bekannt gab. Andererseits wurden die Setarien der Cerviden seit den genannten Arbeiten von RUDOLPHI, DUJARDIN, DIESING und MOLIN als eine andere Art bekannt. Jedoch, unbekannterweise, wurden die Setarien vom europäischen Hirsch und zum Teil von südamerikanischen Cerviden durch RAILLIET (1885, 1888 und 1893) als identisch mit *S. labiato-papillosa*, also mit den europäischen Boviden-Setarien betrachtet. PERRONCITO selbst schien diese Meinung geteilt zu haben, da wir in der zweiten Auflage seines Buches „I parassiti dell'Uomo e degli Animali utili“ (1901) die folgenden Ausdrücke finden: „*Filaria labiato-papillare* Alessandrini, 1838; *F. cervina* Duj., 1845; *F. terebra* Dies., 1851“. Obwohl schon in der ersten Auflage (1882) seines Buches behauptet wurde, dass ALESSANDRINI'S Boviden-Setarien sich von Pferd-Setarien unterscheiden, wurde diese Ansicht, wie angegeben, nicht in der Praxis aufgenommen. Dabei ist es noch zu bemerken, dass der Ausdruck *S. cervi* oder *Filaria cervi* in allen folgenden Arbeiten vernachlässigt worden war, bis zur Arbeit von BAYLIS, und anstatt dessen die Benennung *S. labiato-papillosa* allgemeinlich gebraucht wurde, um die Setarien aus den Boviden und Cerviden

ABB. 1 bis 3.

Abb. 1 bis 3 sind mit der Hilfe von Camera lucida gezeichnet.

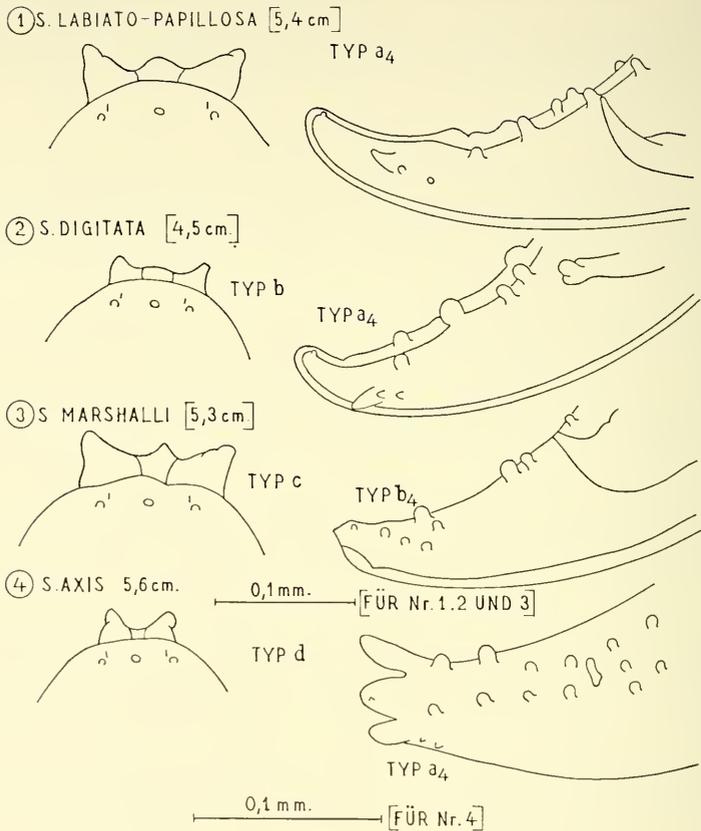


ABB. 1.

Konturen der vorderen und hinteren Extremitäten der männlichen *S. labiato-papillosa* (Singapore-Material), *S. digitata* (Zeylanisches Material), *S. marshalli* (Japanisches Material) und *S. axis* (Zeylanisches Material).

Laterale Bilder abgesehen davon, dass sie bei *a* und *b* etwas schief gezeichnet sind. Bei drei Arten der Rinder-Setarien ist die Erhöhung am Zentrum der lateralen Lippen deutlich. Das Vorhandensein der drei Paar lateralen Papillen ist bei allen vier Arten ersichtlich.

Europas anzugeben. Es fragt sich nun, ob *S. cervi* vom Hirsch mit *S. labiato-papillosa* vom Hausrind identisch ist. Dieser Verdacht über die Identität wurde mir damals erweckt, als ich zum ersten Mal die Setarien des wilden zeylandischen Rehes, *Axis axis*,

untersuchte, und weiter wurde dieser verstärkt, nachdem ich die Tafeln der Setarien aus *Cervus elaphus* in der Arbeit von BÖHM und SUPPERER (1955) zu sehen bekam. Die Setarien vom zeylan-

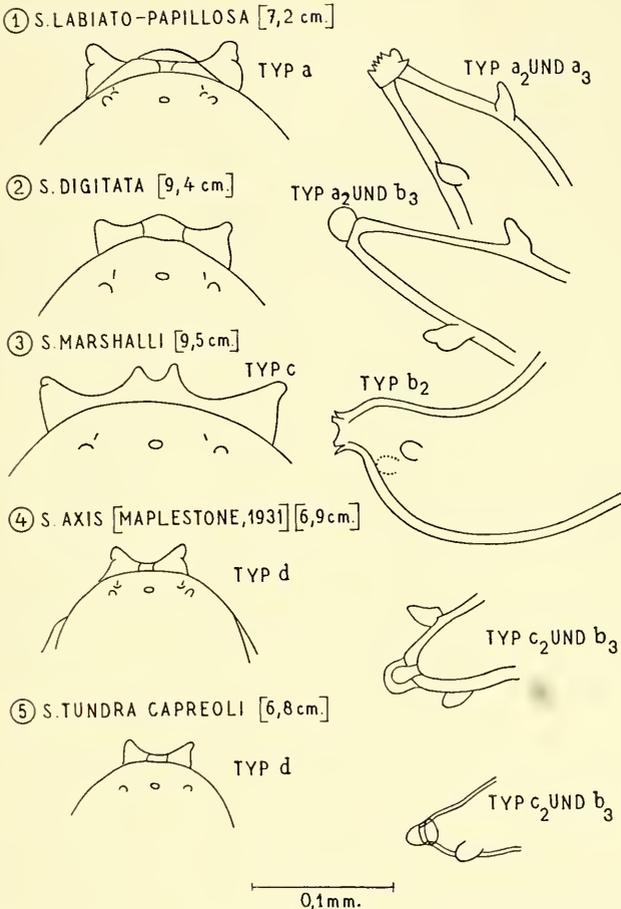


ABB. 2.

Gleiche Konturen der weiblichen Setarien mit *S. tundra capreoli*. Ausser der Erhöhung der lateralen Lippen im Zentrum für drei Arten der Rinder-Setarien, ist die Lage der lateral-Fortsätze an den hinteren Extremitäten nach dem Terminalende zu beachten.

dischen Reh, *Axis axis ceylonensis*, sind nach meinen Untersuchungen identisch mit *S. cervi* (n. sp.) Maplestone, 1931, aber nicht identisch mit *S. digitata* vom *Bos indicus* in Zeylan, und auch nicht

mit allen mir zur Verfügung gestellten Boviden-Setarien, obwohl diese letzten beiden nach BAYLIS identisch sein sollen. Die Tafeln in der Arbeit von BÖHM und SUPPERER auf der Seite 169 und 170 gaben mir beim ersten Anblick den Eindruck der Verwechslung der beiden Arten, *S. cervi* (Rudolphi) und *S. labiato-papillosa*, also unter den Setarien von Hirsch und Rind. Die Lateralfortsätze der Cerviden-Setaria, inklusiv *S. cervi*, liegen im Allgemeinen viel näher zum Schwanzende als bei den beiden Boviden-Setarien, *S. labiato-papillosa* und *S. digitata*, abgesehen von der Grösse der Fortsätze und die Struktur des Schwanzendes. Um dieses feine Merkmal, das man in der Vergangenheit als Unterscheidungsmerkmal angab (MAPLESTONE (1931) und CAMERON (1936)), aber durch BAYLIS als individuelle Schwankung abgeschätzt wurde, klar zu machen, sei hier eine Beweisführung dafür in den klassischen Arbeiten angeführt. Unter den Cerviden-Setarien, die durch die Arbeit von RUDOLPHI, DUJARDIN und DIESING uns bekannt wurden, wurde durch MOLIN schon im Jahre 1858 die weitere Teilung in *S. terebra* Diesing (= *S. cervi* Rudolphi) vom europäischen Hirsch, *Cervus elaphus* und in *S. bidentata* (Molin) von den südamerikanischen Cerviden durchgeführt, da die letztere "bloss durch die Anwesenheit zweier meisselförmiger Zähne von der *Filaria terebra* (Diesing) zu unterscheiden war". Weiter wurde berichtet: „Merkwürdig sind in dieser Art die Geschlechtunterschiede zwischen den Männchen und Weibchen, da dieses ein bewaffnetes Schwanzende, jenes aber ein unbewaffnetes mit vielen Wärzchen versehenes besitzt“. Also neben der Form der Zähne ist die Struktur des Schwanzes massgebend für die Unterscheidung dieser zweier Arten, und hiernach erkennt man, dass *S. cervi* (Syn. *F. cervina*, Dujardin; *F. terebra*, Diesing) das Weibchen mit unbewaffnetem Schwanzende besitzt. Für das Schwanzende der *S. cervina* (Dujardin) schreibt der Autor „— Femelle... près de l'extrémité où elle présente deux papilles latérales longues de 0,02 mm et une papille terminale plus épaisse; ...“. Hiernach hat *S. cervina* „une papille terminale plus épaisse“ neben den beiden lateral-Fortsätzen und die terminale Papille scheint nicht bewaffnet zu sein, genau wie es in den Tafeln von BÖHM und SUPPERER ersichtlich ist. Um diesen Ausdruck „bewaffnet“ noch klarer zu machen, können wir die Arbeit von CAMERON (1936) über *S. bidentata* (Molin, 1858) Railliet et Henry, 1911 nachprüfen. Für die

SETARIA TUNDRA CAPREOLI.

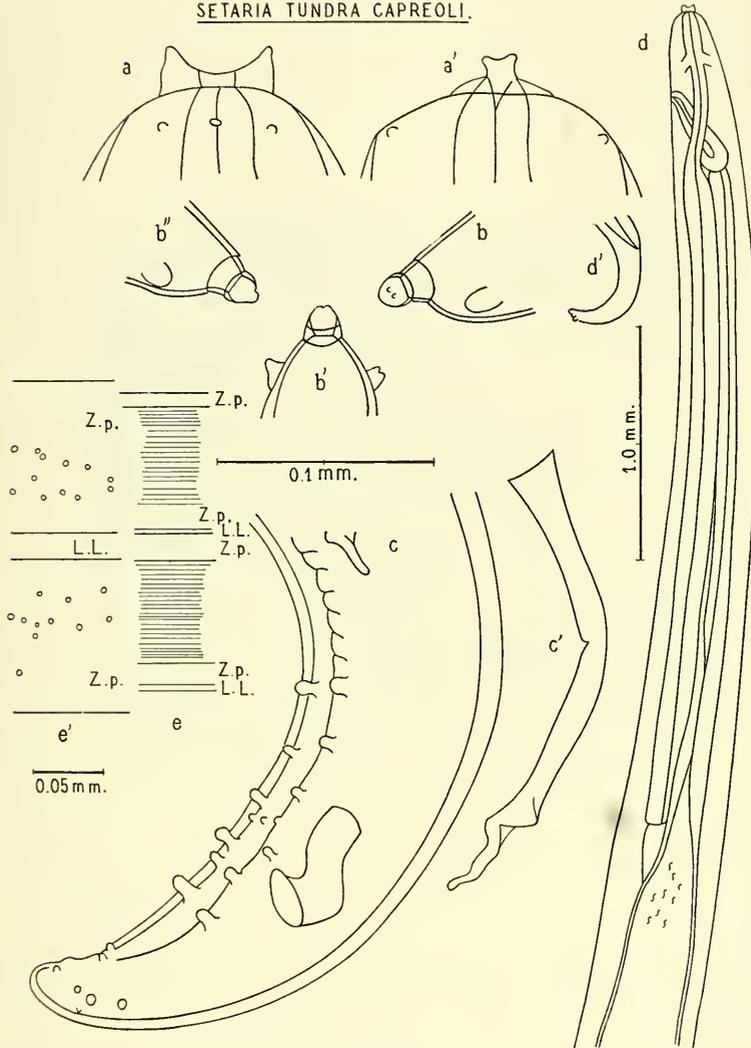


ABB. 3.

Setaria tundra capreoli (n. subsp.).

a und *a'*, das laterale und dorso-ventrale Bild des vorderen Endes eines Weibchens; *b*, *b'* und *b''*, das Schwanzende drei verschiedener Weibchen; *c* und *c'*, das hintere Ende eines Männchens mit den Geschlechtspapillen und dem kürzeren Spiculum, und das grössere Spiculum; *d* und *d'*, das vordere und hintere Teil eines Weibchens in schwacher Vergrösserung; *e* und *e'*, ein Teil der aufgeschnittenen und aufgestreckten Cuticula (mit Wärzchen bei *e'*), nahe dem Anus eines Weibchens. (*b* ist die Vergrösserung vom Schwanzende des *d'*.) (L.L. = laterale Linie; Z.p. = Zona pellucida.)

Weibchen gab er an: „The tail is 0,4 mm long and terminates in a knob-like process covered with blunt spines. Two lateral, pointed appendages are found close to the tip“. In der beigefügten Tafel ist es schwer ein „knob-like process“, aber leicht „blunt spines“ zu erkennen, wie bei *S. labiato-papillosa*, und zwei zugespitzte lateral-Fortsätze sind viel näher zum Schwanzende gezeichnet, als bei *S. labiato-papillosa*. Für das Männchen beschreibt er: „The tail is bluntly pointed. There are four pairs of ventral post-anal papillae and a single pair of lateral post-anal papillae close to the tip“. Gegen diese Beschreibung fand ich bei der genauen Untersuchung auf den Mikrophotographien, die mir von Prof. CAMERON persönlich zur Verfügung gestellt wurden, drei Paar relativ kleine, ähnlich grosse lateral-Fortsätze, anstatt „a single pair of lateral papillae“. Da diese wegen ihrer Winzigkeit leicht übersehen werden, könnten sie auch neben „blunt spines“ mit „bewaffnetem Schwanz“ des Weibchens indirekterweise zu tun haben. Diese Anordnung der 3 Paar Lateralfortsätze von ähnlicher Grösse bei Männchen erkennen wir heute bei *S. tundra* Issaitschikow et Rajewsky 1928, und *S. marshalli* Boulenger 1921, neben *S. bidentata*. Dieses Merkmal erlaubt uns also eine bessere Identifizierung. Aber man soll dabei in Rücksicht nehmen, dass die Setarien, wie *S. labiato-papillosa*, *S. digitata* oder Setarien vom zeylandischen Reh auch drei Paar Lateralfortsätze besitzen; aber das letzte Paar jedoch, also das dem Schwanzende am nächsten stehende Paar, entwickelt sich zu den leicht erkennbaren Fortsätzen, während die üblichen zwei Paare mehr rudimentär zurückgebildet aussehen, wie neuerlich WILLIAMS (1955) bei den nordamerikanischen Boviden-Setaria wiedergab. Die Arbeit von MOLIN beschreibt zwei Arten von Cerviden-Setaria, und zwar eine mit unbewaffnetem Schwanzende, also mit „une papille terminale plus épaisse“ wie DUJARDIN sich ausdrückt, und die andere mit bewaffnetem Schwanzende beim Weibchen und mit drei Paar Lateralfortsätzen von ähnlicher Grösse beim Männchen. Ich nehme an, dass die Tafeln von BÖHM und SUPPERER, die als Typ *S. digitata* angegeben sind, den Schwanz der *S. cervi* (Rudolphi) vom europäischen Hirsch darstellen, aber nichts zu tun haben mit allen Boviden-Setarien.

Die erste Boviden-Setaria, *S. labiato-papillosa* (Alessandrini) die durch PERROXCITO bekanntgemacht wurde, zeigt „la punta della coda (nella femina) rigonfia e seminata di aculei papilli-

formi“. Aber diese wurde schon durch RAILLIET (1885) mit *S. cervina* (Duj.) identisch gestellt, obwohl die letztere kein bewaffnetes Schwanzende beim Weibchen besitzt. Die Identisch-Stellung mit *S. terebra* (Diesing) ist mehr zugänglich, da bei dieser, neben *S. cervina* (Duj.), *S. bidentata* (Molin) enthalten zu sein scheint.



ABB. 4.

Ein Bock von *Capreolus capreolus*. (Photo R. Gacond, Neuchâtel.)

VON LINSTOW (1906) beschreibt *S. digitata* vom dem *Bos indicus* in Ceylan, eine Bovidensetaria, dessen Weibchen ein Knöpfchen am Schwanzende besitzt, aber ohne „aculei papilliformi“. Also hiernach haben wir zwei Arten der Bovidensetarien, wie bei den Cervidensetarien, aber die Männchen der beiden zeigen keinen Unterschied wie bei zwei genannten Cervidensetarien. Die Verbreitung dieser beiden Setarien auf der Erde ist jedoch eng mit der geographischen Lage verbunden, abgesehen von den wenigen Erdteilen, wo die beiden gemischt auftreten können, wie in Singapore oder überhaupt in Malaya. Die Materialien, die durch PURVIS untersucht wurden, stammen aus Malaya

und tatsächlich stehen die Materialien von der Gegend einzig da unter meinen Sammlungen, gegenüber denjenigen aus Europa (Spanien und Frankreich), wo die *labiato-papillosa* vorherrschend ist, und gegen diejenigen aus anderen Teilen des Asiens (Ostküste Indiens, wie Madras und Orissa, Zeylan, Saigon und Japan), wo die *digitata* gewöhnlich angetroffen wird. Die Boviden-Setarien aus Venezuela und USA sind meistens durch *S. labiato-papillosa* vertreten, eben wie WILLIAMS sie beschreibt. Es gibt hie und da abnorme Typen ohne Stacheln am Schwanzende unter ihnen, aber das typische lateral-Bild des Kopfes spricht bei ihnen für ihre Identität mit *S. labiato-papillosa*. Es ist interessant, dass wir diese Tatsache trotz dem starken Verkehr unter den Boviden seit dem vergangenen Jahrhundert immer noch feststellen können. (Für die Einzelheiten der Identität der Boviden-Setarien ist eine besondere Arbeit vorgesehen.) Unter den Boviden Setarien nimmt *S. marshalli* einen besonderen Platz ein, da erstens die Lateralfortsätze des Weibchens relativ näher zum Schwanzende (mit leicht von allen anderen unterscheidbarer Kontur) liegen und zweitens 3 Paar Lateralfortsätze des Männchens die ähnliche Grösse zeigen. Dazu ist es merkwürdig bei dieser Art, dass sie gewöhnlich bei den Neugeborenen gefunden werden, also eine intrauterine Infektion verursachen (SHONO, 1955) und hie und da in sehr geringerer Zahl auch bei Schafen, Pferden und Ziegen gefunden werden können.

Als Einteilungsmerkmal besitzen wir bisher den Unterschied am Schwanz, weil die Beschreibungen des Kopfes in den früheren Arbeiten nicht ausreichend zu sein scheinen. DUJARDIN beschreibt nur flüchtig über den Mund der *S. cervi* „bouche entourée de quatre papilles saillantes; ...“. DIESING beschreibt diese „papilles“ mit „spinules“, und erst bei der Arbeit von MOLIN findet man die Beschreibung über „die Anwesenheit zweier meisselförmiger Zähne“ für *S. bidentata*. Nach der Untersuchung aus meinen eigenen Materialien ist die Einteilung in Boviden- und Cerviden-Setarien schon durch das Lateralbild des Kopfes möglich, ehe wir an den Unterschied des Anhangsorganes greifen. Wie MAPLESTONE (1931) es für seine *S. cervi* (*n. sp.*) sagt: „the chitinous collar is much more prominent in my material...“ oder „Another difference is that there is an anterior projection from the center of the lateral surface of the mouth collar in *S. digitata*, and this is absent in my

worms...“ oder wie CAMERON für *S. bidentata*: „The present species differs from *S. labiato-papillosa* in a variety of points, especially in the shape of the peribuccal ring, and...“, gibt es ein deutlicher Unterschied zwischen Cerviden- und Boviden-Setarien an dieser Stelle und wir können sie leicht am Lateralbild erkennen. Trotzdem



ABB. 5.

Das vordere Ende von einer weiblichen *Setaria tundra capreoli*.

dieses Merkmal auch als individuelle Schwankung durch BAYLIS betrachtet wurde, können wir versuchen, es auch für die grosse Einteilung anzuwenden. Und falls wir es leichtbegreiflich ausdrücken wollen, so müssen wir hier auch den Begriff des „Relativ“ zu Hilfe holen, wie bei der Lage der Lateralfortsätze. *S. marshalli* nimmt auch einen besonderen Platz bei der Bewertung des Lateralbildes des Kopfes, zwar die lateral-Lippen des Weibchens sind auf das erhobene Zentrum tief eingeschnitten, was wir vorläufig in keiner anderen Art finden können. Noch merkwürdig bei dieser Art ist, dass die beiden lateral-Lippen des Männchens nicht ein-

geschnitten sind, aber im Gegenteil, wie bei anderen Boviden-Setarien, die Erhabenheit am Zentrum deutlich zeigen. Der Typ des Kopfes der Cerviden-Setaria mit dem tiefen Einschnitt zwischen den ventral- und dorsal-Lippen, aber ohne die Erhabenheit der beiden lateral-Lippen am lateral-Bild wird nun in *S. bidentata* (Molin) (nach den Photographien, geschickt von Prof. CAMERON), *S. tundra* und *S. altaica* (nach den Abbildungen in der Arbeit von RAJEWSKY, 1929), *S. cervi* (n. sp.) Maplestone, und die Setarien vom Reh, *Capreolus capreolus* gefunden. Die Zugehörigkeit des Kopfes der *S. cervi* (Rudolphi) kann nicht klar gemacht werden, da mir die Tafeln oder Mikrophotographien für diese Art von irgend einem Autor vorläufig nicht zur Verfügung stehen. Alle Boviden Setarien, die durch mich untersucht wurden oder die durch andere Autoren in der Vergangenheit erwähnt wurden, zeigen keine Form dieses Types.

Um solche Merkmale, wie die Lage der Lateralfortsätze und die Form der Lippen, am Lateralbild praktisch bewerten zu können, ist die direkte Vergleichung der Zahlen, ausgedrückt in mm, nach der Messung eines Organes oder einer Entfernung nicht ausreichend. Wir wissen heute, dass bei *S. digitata* die ansteckungsreifen Larven, zu welchen die Mikrofilarien im Körper des Zwischenwirtes, die Moskitos, nach der Entwicklung gelangen, im Wirtskörper (ob normal oder abnormal) nach beinahe einem Monat zu einer jungen Setaria, vom wandernden Stadium und mit einer Körperlänge von etwa 1 cm, sich entwickeln. Die Schwankung der Körperlänge des erwachsenen Weibchens beträgt bei *S. digitata* etwa sechs zu zehn cm. Also wäre der relative Wert allein zugänglich, um die Zahlen bewerten zu können. Die Einführung des Ausdruckes von „Relativ“ wurde schon durch DUJARDIN für *S. cervina* versucht („rapport de la longueur à la largeur 128“), jedoch wurde eine solche Methode bei den späteren Arbeiten vernachlässigt.

Nach all diesen Literatur-Erwägungen und nach meinen eigenen Erfahrungen nehme ich folgenden Untersuchungsgang bei der Identifizierung einer unbekanntes *Setaria*, zuerst die feinen Merkmale, wie die Zahl der Papillen oder Stacheln nahe dem Kopfe, oder die Geschlechtspapillen beim Männchen, oder die Form oder die Länge der Körperteile oder der Organe, wie Oesophagus oder Spiculum.

UNTERSUCHUNGSGANG DER IDENTIFIZIERUNG EINER SETARIA
NACH MEINEM VORSCHLAG (Vergl. Tafel I und II)

- 1) Untersuchung des Lateralbildes vom Kopf, über die Tiefe der Einsenkung zwischen den ventral- und lateral-Lippen und um die Erhabenheit der lateral-Lippen.
 - a) Typ. *S. labiato-papillosa*.
 - b) Typ. *S. digitata*.
 - c) Typ. *S. marshalli*.
 - d) Typ. *Cerviden-Setaria*.

- 2) Untersuchung der relativen Lage und der Grösse der beiden Lateralfortsätze beim Weibchen-Schwanz, unter Berücksichtigung der lateral- und dorsoventral-Konturen des Schwanzendes.
 - a₂) Typ. *S. labiato-papillosa* und *S. digitata*.
 - b₂) Typ. *S. marshalli*.
 - c₂) Typ. *Cerviden-Setaria*.

- 3) Untersuchung über das Schwanzende des Weibchens, ob es mit Stacheln oder Knöpfchen versehen ist oder nicht.
 - a₃) Typ. *S. labiato-papillosa* und *S. bidentata*.
 - b₃) Typ. *S. digitata* (und *Setarien* vom *Axis axis*).
 - c₃) Typ. *S. cervi* (Rudolphi) (Gezeichnet durch BÖHM und SUPPERER).

- 4) Untersuchung über die Grösse der drei Paar Lateralfortsätze am männlichen Schwanzende.
 - a₄) Typ. *S. labiato-papillosa*.
 - b₄) Typ. *S. marshalli* (und vielleicht *S. bidentata* nach den Mikrophotographien von CAMERON) mit dem zugespitzten Schwanzende.
 - c₄) Typ. *Setaria* aus dem *Capreolus capreolus* ohne Zuspitzung am Schwanzende.

Die Anwendung dieser vier Punkte wird mir eine gröbere Einteilung ermöglichen, die weiter durch die bisher üblichen Merkmale verfeinert werden können. Nach meiner eigenen Erfahrung können die Punkte 1) und 2) schon zu den jüngeren Individuen von *S. digi-*

tata mit der Körperlänge von etwa 1—2 cm ohne Schwierigkeit angewandt werden.

Der Versuch der Einteilung von Setarien, die mir durch Literatur und Materialien zur Verfügung stehen, ergibt das folgende Resultat, wie in der Tabelle I ersichtlich ist:

TABELLE I.

Die Ergebnisse des Versuches der Einteilung von Setarien (aus den Boviden und Cerviden) nach meinem Vorschlag.

Species	Lateral-Bild				
	des Kopfes		des Schwanzes		
	Männ.	Weib.	Männ.	Weib.	
	1. Punt. (P)		4. P.	2. P.	3. P.
<i>S. cervi</i> (Rudolphii) (Syn. <i>S. cervina</i> et Duj.)	?	?	$b_4(?)^*$	c_2^{**}	c_3^{**}
<i>S. bidentata</i> (Molin)	d	d	b_4^{***}	c_2	a_3
<i>S. labiato-papillosa</i> (Alessandrini)	a	a	a_4	a_2	a_3
<i>S. digitata</i> (von Listow)	b	b	a_4	a_2	b_3
<i>S. marshalli</i> (Boulenger)	c	c	b_4	b_2	a_3
<i>S. tundra</i> (Issaitschikow et Raj.)	d	d	b_4	c_2	b_3
<i>S. altaica</i> (Rajewsky)	$d(?)$	$d(?)$	a_4	c_2	b_3
<i>S. cervi</i> (<i>n. sp.</i>) (Maplestone)	(?)	d	(?)	c_2	b_3
Setarien aus <i>Axis axis ceyl.</i>	d	d	a	c_2	b_3
Setarien aus <i>Capreolus capreolus</i>	d	d	c	c_2	b_3
<i>S. nudicauda</i> (Ortlepp)	(?)	(?)	(?)	c_2	b_3

* Dieser Rückschluss könnte von der Beschreibung durch MOLIN indirekterweise gezogen werden.

** Nach den Tafeln von BÖHM und SUPPERER (1955).

*** Wie bei +.

Ferner habe ich die Setarien von *Axis axis ceylonensis* neben *S. cervi* (*n. sp.*) Maplestone angegeben, da trotz meiner wiederholten Versuche an dem Calcutta Museum keine aufschlussreiche Aufklärung über einige verdächtige Punkte erhalten werden konnte und noch dabei die Beschreibung des Männchens durch Maplestone fehlt.

Wie man aus der Tabelle ersehen kann, ist die gröbere Einteilung zwischen Boviden- und Cerviden-Setarien schon durch 1), also durch die Konturen des Lateralbildes vom Kopf, möglich. Unter den Cerviden-Setarien gibt es jedoch einige Schwankungen bei der Tiefe der Einsenkung zwischen dorsal- und ventral-Lippen, aber sie lassen sich trotzdem leicht von den Boviden-Typen unterscheiden, da hier keine Erhabenheit der beiden lateral-Lippen beobachtet werden kann, wie bei *S. tundra* oder *S. altaica*. Zwischen den Setarien vom Hausrind Europas und *Capreolus capreolus* einerseits oder den Setarien von *Bos indicus* in Ceylon und *Axis axis ceylonensis* andererseits, findet man die Wirt-Spezifität, trotzdem die verschiedenen Wirte untereinander oder in näherer Beziehung in der selben Gegend leben. Diese Tatsache überraschte damals BÖHM und SUPPERER bei Setarien vom *Capreolus capreolus* Oesterreichs, eben wie mich bei Setarien vom *Axis axis ceylonensis*. So wird man sich darüber klar, dass die Verwechslung zwischen diesen beiden untereinander in den vergangenen Berichten auf die ungenügende Untersuchung zurückzuführen ist, aber nicht etwa auf die Vielfältigkeit der Varietät des Individuums innerhalb einer bestimmten Art. Aber es scheint nun, dass dieser Begriff der Wirtspezifität sich schon durch die Befunde der *S. marshalli* bei vier Arten des Pflanzenfressers nicht aufrecht erhalten lässt. Aber hier liegt noch die Frage, ob die drei Arten, Schafe, Ziegen und Fohlen als Wirte den neugeborenen Kälbern oder jüngerem Vieh gleichgestellt werden dürfen, denn in jenen Wirten findet man nur vereinzelt diese Setarien und zwar meistens ohne Befürchtung, während man bei Boviden erwachsene Setarien mit entwickelten Mikrofilarien leicht findet. (Nach der Arbeit von Asahi (1943) scheint nun der Fohlen auch der normale Wirt für diese Art der Setaria zu sein. Aber seitdem ist keine andere Beobachtung darüber gemacht worden.) Also scheinen nun noch weitere Beobachtungen nötig, um den wirklichen normalen Wirt für *S. marshalli* zu bestimmen. In derselben Arbeit (1920), in welcher BOULENGER über *S. marshalli* berichtete, beschrieb er *S. labiato-papillosa* (Alessandrini, 1838), aus den Materialien stammend vom Hausrind und „Bush-Buck“ in Brit. East Africa und vom „Stag“ (*Cervus hippelaphus*) in Mauritius; aber diese Materialien sind nach meiner Meinung einer genaueren Revision bedürftig. Vorher machte THWAITE (1927) eine komische Zusammenstellung von

Wirten bei der *S. labiato-papillosa* in seiner umfangreichen Arbeit über „The genus *Setaria*“, wie *C. elaphus*, *C. columbianus*, *C. virginianus*, *C. capreolus*, *C. rufus*, *C. nambi*, *C. simplicicornis*, usw. Also sind darunter *S. cervi* (Rudolphi), *S. bidentata* (Molin), *S. tundra*, Issaitschikow et Rajewsky und noch andere als *S. labiato-*

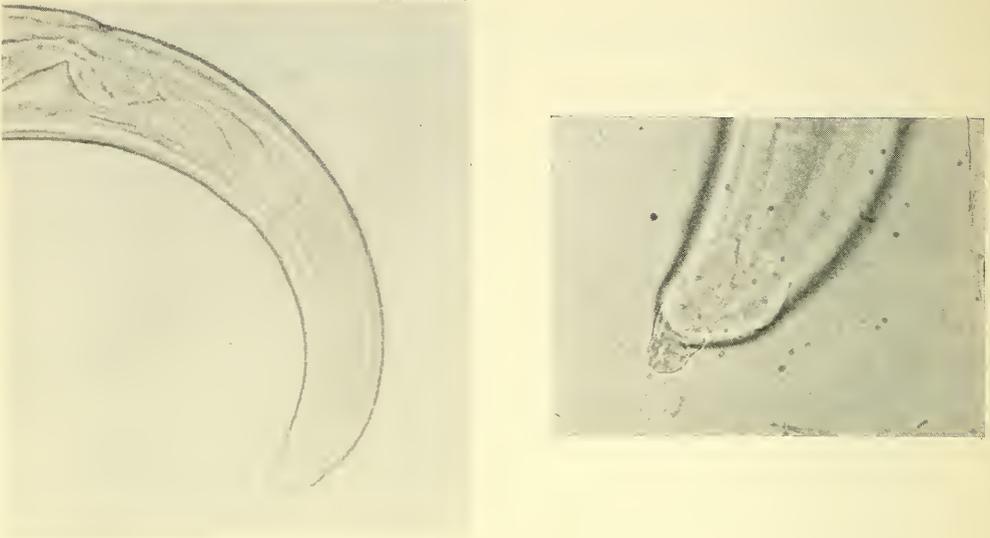


ABB. 6a und 6b.

Das hintere Ende von derselben.

papillosa zusammengefasst. Da wir heute in der Lage sind, diese Setarien als differente selbständige Arten unterscheiden zu können, ist seine damalige Ansicht besonders über *S. labiato-papillosa* und den Wirtsbegriff derselben nicht mehr brauchbar.

Die Erfahrungen von BÖHM und SUPPERER über die Setarien von *Capreolus capreolus* und von mir selbst, über die Setarien von *Axis axis ceylonensis* geben uns die Andeutung, dass unter der heutigen Kenntnislage über die Einteilung von Boviden- und Cerviden-Setarien die Identifizierung mit grosser Vorsicht gemacht werden muss. Die vergangenen Befunde von *S. labiato-papillosa* beim Reh (GRIEDER, 1938) und bei Reh und Elch (KREIS, 1952) in der Schweiz, sollen unter diesen Umständen mit grosser Vorsicht bewertet werden.

3. SETARIEN DES REHES IN DER SCHWEIZ

Die untersuchten Materialien wurden ausschliesslich in 10%iger Formol-Lösung fixiert und bei der Untersuchung mit Laktophenol behandelt. Die Einzelheiten der Materialien sind in der Tabelle II ersichtlich.

TABELLE II.

Die Einzelheiten der untersuchten Materialien.

Jahr d. Sendung.	Geschl. u. Zahl d. Materialien.	Fundort d. Wirt. (Reh.)	Zustände d. Setarien b. Ankunft und sonstige Bemerkungen.
1952	Weibchen 3	Canton de Neuchâtel	Die Lippen sind beschädigt, aber der Schwanz gut erhalten
1956	Weibchen 1	Büren Bern	Schon in 1951 gesammelt. Zustände ähnlich wie oben
1957	Männchen 1 Weibchen 12	Umgebung v. Zürich	Das Männchen ist an den Lippen beschädigt. Ein Weibchen ist an beiden Extremitäten unbeschädigt. Alle anderen wie oben

Die Schädigungen an den Lippen könnten wohl auf die Zeit der Fixierung seit dem Erlegen des Wirttieres zurückgeführt werden.

Diese Beschreibungen sind für das Männchen nur auf das einzige Material gestützt, während beim Weibchen auch auf das einzige unbeschädigte, aber hier mit vielen beschädigten unterstützt.

Männchen: Der Schwanz ist zu einer Spirale gedreht. Am Lateralbild erkennt man gleich das Vorhandensein von drei Paar relativ kleinen Lateralfortsätzen (oder Papillen). Vier Paar prae-anale Papillen, ein Paar adanale Papillen, und vier Paar postanale Papillen sind auf der ventralen Seite zu sehen. Eine Papille liegt noch zwischen dem vierten praeanalen Paar, das im Vergleich zu den anderen etwas kleiner aussieht. Das letzte postanale Paar ist sehr klein. Ein anderes Paar, das sehr klein ist, liegt mehr auf der dorsalen Seite, also etwa auf der Höhe des mittleren latoral-

TABELLE III. — *Ergebnisse der Messungen an*

Setarien. (Zahl d. untersuchten.)	Körper- länge.	Höchste Breite	Abstand v. Kopfende z. Nervenring	Abstand v. Kopfende z. Vulva
MÄNNCHEN				
Meine (1)	35	0,32	0,193	
<i>S. tundra</i> (1) (Rajewsky)	34	0,332	0,1162	
<i>S. tundra</i> (11) (Böhm u. Supperer) . .	28-33			
WEIBCHEN				
Meine (Nr. 1) (1957) . . .	71	0,645	0,225	0,37
» (Nr. 2) (») . . .	77	0,677	0,209	0,403
» (Nr. 3) (») . . .	79	0,629	0,209	0,338
Meine (3) (1952)	68	0,693-0,742	0,226-0,242	0,355-0,419
<i>S. tundra</i> (5) (Rajewsky)	66-69	0,7636-0,8134	0,2324-0,2822	0,2988-0,3154
<i>S. tundra</i> (31) (Böhm u. Supperer) . .	55-66			0,252-0,294

(Die Zahlen sind

Fortsatzes. Das Schwanzende schmälert ab, ohne scharfe Zuspitzung zu zeigen. Das grosse Spiculum zeigt an dem distalen Ende eine Erweiterung um sich, um dann weiter verengernd in eine leicht gekrümmte Spitze zu enden. Das kleine Spiculum sieht wie ein leicht gebogenes Röhrechen aus.

Das Weibchen: Die vier Weibchen von 1952 und 1956 waren beinahe 6,3—6,5 cm lang. Die Weibchen von 1957 sind grösser, also zwischen 7,1—7,9 cm lang. Das Kopfende zeigt am Lateralbild die relativ hohen dorsal- und ventral-Lippen (Dorso-ventraler Teil des vorspringenden chitin-Ringes) mit den lateral-Lippen ohne Erhöhung in der Mitte. Nahe dem Munde findet man vier sublaterale Papillen, zwischen denen zwei Amphide lateral vorhanden sind. Der Übergang von der vorderen zur hinteren Speiseröhre ist allmählich verdickend an der Höhe der vaginalen Krümmung, die bald hinter der vaginalen Öffnung beginnt. Die Vagina läuft in konstanter Breite neben der Speiseröhre und erweitert sich an der

meinen Materialien und diejenigen von anderen Autoren.

Länge d. Speiseröhre	Abstand v. Anus vom Schw.-Ende	Abstand d. Schw.-Ende v. d. Lat.-F.	Speise-Röhre Körper-Länge	Länge d. Spiculum	
				Gross	Klein
2,367	0,116		68/1000	0,224	0,0595
2,756			81/1000	0,2324	0,0696
2,34-2,49				0,231-0,235	0,0672-0,0756
3,613	0,541	0,042	50/1000		
3,564	0,552	0,047	46/1000		
3,754	0,510	0,042	47/1000		
3,145-3,338	0,50-0,52	0,027-0,032	49/1000		
3,9342-4,1002	0,5376-0,6142	0,029-0,043	60-62/1000		
2,84-3,25	0,525-0,546	0,038-0,042	51-49/1000		

(in mm angegeben)

Höhe des distalen Endes der hinteren Speiseröhre bis zum breiteren Uterus, das beinahe die ganze Körperbreite ausmacht und mit Mikrofilarien angefüllt ist. Der Schwanz verengt sich allmählich und endet schliesslich zu einem leicht länglichen Knöpfchen nach etlichen spiralen Drehungen. Nahe dem Schwanzende liegt ein Paar lateral-Fortsätze (oder Papillen) das bei den guten Materialien beinahe elliptisch aussieht, aber mit einem leichten Schnitt gezackt sein oder dreieckig aussehen kann. Beim Übergang zum terminalen Knöpfchen ist der Schwanzkörper zweimal durch das Ringchen eingeschnürt. Das Terminalknöpfchen ist nicht immer glatt auf der Oberfläche, hie und da ist es mit kurzen dicken Dörnchen versehen. Die Mikrofilarien aus dem Uterus sind 257-280 μ lang ohne die Hülle und 302-350 μ lang mit der Hülle.

Die Messungen wurden unternommen, nachdem die Tafeln gezeichnet wurden. Wegen der Verschiebungen oder Zerquetschungen der inneren Organe am vorderen Teil sind nur die Ergeb-

nisse der wenig geschädigten aufgeführt. Trotz der Schädigungen des vorderen Teiles ist die Einheitlichkeit der Materialien ohne Zweifel, da der Schwanz bei allen ähnlich aussah.

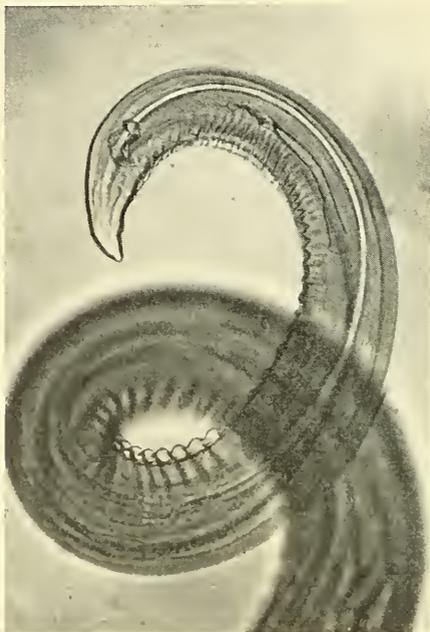


ABB. 7.

Das hintere Ende eines männlichen *S. tundra capreoli*.

4. DISKUSSION UND SCHLUSSFOLGERUNG

Da der Wirt meiner Materialien das Reh, *Capreolus capreolus*, ist, ist die Identität meiner Würmer mit den Setarien vom Reh aus Oesterreich von BÖHM und SUPPERER in erster Linie in Rücksicht zu ziehen. Jedoch stellten die beiden Autoren ihre Setarien identisch mit *S. tundra*, Issaitschikow et Rajewsky, vom Renttier, *Rangifer tarandus*, so dass die vorsichtige Vergleichung notwendig zu sein scheint. Wie schon betont, ist die Wirtsspezifität der Boviden- und Cerviden-Setarien anscheinend streng herrschend zwischen den Boviden und Cerviden, wenn man die Meinung, die schon im

vorangehenden Kapitel geäußert ist, berücksichtigt. Aber diese Beziehung lässt sich nicht für *S. labiato-papillosa* zwischen Boviden und Bubaliden anwenden, soweit wir heute darüber wissen. Ob solche Beziehung unter den Cerviden-Setarien gefunden werden kann, ist nicht so leicht auf Grund unserer heutigen Kenntnisse vorauszusagen, da man sich über die Identität der Cerviden-Setarien nach genauerer Untersuchung täuschen könnte, wie bei den Setarien vom Reh und vom *Axis axis*. So wäre eine sorgfältige Vergleichung zwischen meinen Materialien, *S. tundra* vom *Rangifer tarandus* und *S. tundra* vom *Capreolus capreolus* Oesterreichs unbedingt notwendig.

Schon gibt die Form der Lippen am Kopfende am lateral-Bild die Andeutung der Zugehörigkeit meiner Materialien zu einer der Cerviden-Setaria. Die relativ hohen dorsal- und ventral-Lippen mit den beiden lateral-Lippen ohne die Erhabenheit am Zentrum sind das Merkmal der Cerviden-Setaria. Um diesen Punkt zu prüfen, fehlen gerade bei den Werken von BÖHM und SUPPERER die Beschreibungen darüber, ebenso die diesbezüglichen Tafeln. Die Beschreibung von RAJEWSKY, unterstützt durch die Tafeln, bringen uns das Vorbild der Lippen von *S. tundra*. Nach der Form der Lippen sind meine Materialien sehr ähnlich wie *S. tundra*. Die Zahl der Papillen um die Mundöffnung ist nicht gleich, aber die merkliche Schädigung meiner Materialien muss in Rücksicht gezogen werden.

Als nächster Punkt zu prüfen ist das hintere Ende, und zwar an dem 3. Paar lateraler Fortsätze von relativ kleiner, aber ähnlicher Grösse am männlichen Schwanzende. Diese Feststellungen deuten für mich ihre Zugehörigkeit zu einer von den folgenden drei Möglichkeiten, und zwar *S. bidentata* (Molin), *S. tundra* oder einer neueren Art. *S. bidentata* wurde damals durch MOLIN (1858) aus den Materialien von *Cervus Nambi*, *C. simplicicornis*, und *C. rufus*, also drei südamerikanischen Cerviden, gefunden und neuerdings durch CAMERON (1936) aus dem Material von der *Mazama simplicicornis* auf der Insel Trinidad. Der Wirt dieser Setaria ist vorläufig auf die südamerikanischen Cerviden beschränkt, abgesehen davon, dass die Multiplizität der Wirtsarten nach den modernen Kenntnissen nachgeprüft werden muss. Da meine Materialien eben wie *S. tundra* keine Bewaffnung, wie MOLIN ausdrückte, oder keine „blunt spines“, wie CAMERON

ausdrückte, am weiblichen Schwanzende zeigen (geschweige von den wenigen kurzen stumpfen Dörnchen am Knöpfchen meiner Materialien), ist ihre Zugehörigkeit zu *S. bidentata* ausgeschlossen. Wir kommen dann wieder zu *S. tundrazu*, welcher die Setarien vom Reh, von BÖHM und SUPPERER gleichgestellt sind. Im grossen und ganzen sind die meinigen mit den ihrigen sehr ähnlich, jedoch sind meine von 1957 mit der Körperlänge von 71—79 mm, also etwas grösser als *S. tundra* von Rajewsky. Trotz diesem Verhältnis ist die Höchstbreite für *S. tundra* von Raj. zwischen 0,7636—0,813 mm angegeben, während für die meinigen zwischen 0,629—0,677 mm angegeben war. Dieser Punkt also scheint die grobe Einteilung zwischen *S. tundra* von Raj. und den meinigen zu ermöglichen. Jedoch ist dieser Unterschied beim Männchen schwer festzustellen. Der nächste merkbare Unterschied könnte an der Oesophagus-Länge erblickt werden; zwar haben die Setarien von Rajewsky mit 3,9342—4,1002 mm eine deutlich längere Speiseröhre als meine Setarien vom Reh, mit 3,145—3,754 mm und diejenigen von Böhm und Supperer mit 2,84—3,25 mm. Dabei soll man die Länge der Würmer berücksichtigen, die bei mir länger sind als bei RAJEWSKY.

Betreffs des männlichen Schwanzendes ist die Zahl der Geschlechts-Papillen und der lateral-Fortsätze (die bei anderen Autoren als „die lateralen Papillen“ bezeichnet werden) bei allen gleich, jedoch sind ihre Anordnungen je nach der Tafel anders. Das Paar adanale Papillen ist nur bei mir gezeichnet und eine Papille zwischen dem vierten Paar (präanalen) ist nur bei mir festgestellt. Das distale Ende des grossen Spiculums, über dessen Form die anderen Autoren viel geschrieben haben und genau skizzierten, ist nicht genau dasselbe, aber da mein einziges Männchen mit Schädigung ist, kann nicht viel darüber von mir geäussert werden. Dies gilt auch für die Zahl der Papillen um die Mundöffnung. Wichtiger scheint mir das Vorhandensein der scharfen Zuspitzung am äusseren Ende des männlichen Schwanzes bei der Zeichnung von RAJEWSKY, gegenüber dem Fehlen jener auf der Tafel von BÖHM und SUPPERER und auch bei den meinigen. Also für die Setarien vom Reh scheint diese Zuspitzung zu fehlen und dabei muss gesagt werden, dass die Zeichnung von BÖHM und SUPPERER auf Grund von 11 Männchen gemacht wurde und ich mich mit einer einzigen begnügen musste. Ich bin daher geneigt,

das Fehlen dieser Zuspitzung als die Charakteristik für die Setarien vom *Capreolus capreolus* zu betrachten.

Das weibliche Schwanzende liegt im grossen und ganzen ähnlich bei drei verschiedenen Quellen. Bloss zeigen meine Materialien merkliche individuelle Schwankungen an der Form der beiden lateral-Fortsätze. Hier könnte man noch den Unterschied des Abstandes zwischen dem Anus und dem Schwanzende unter den drei verschiedenen Quellen berücksichtigen; die Setarien vom Reh zeigen den etwas geringeren Wert als bei denjenigen vom Renntier. Der Unterschied des Abstandes zwischen dem Nervenring und der Vulva-Höhe könnte auch in Rechnung getragen werden. Aus dem Gesagten können wir, den Ergebnissen der Messungen und der Feststellungen entsprechend, trotz der vielen äusseren Ähnlichkeiten, die Setarien vom *Capreolus capreolus* dem *S. tundra* vom Renntier entgegenstellen; und ich möchte die erstere als die Subspezies von *S. tundra* betrachten und dafür den Namen *Setaria tundra capreoli* vorschlagen.

Setaria tundra capreoli (n. subsp.).

Wirt: *Capreolus capreolus*.

Aufenthaltort: Bauchhöhle.

Materialien: 1 Männchen (mit dem beschädigten vorderen Ende) und 16 Weibchen, davon nur ein einziges unbeschädigt ist. Gesammelt von Herrn Dr. G. BOUVIER, Direktor des Galli-Valerio Institutes, Lausanne, Schweiz.

Fundort: Schweiz (Kantonen: Neuenburg, Bern und Zürich).

Typus: Zum Teil in Galli-Valerio Institut, Lausanne, Schweiz, und um Teil bei mir, in Japan, untergebracht.

Beschreibung der Subspezies: im grossen und ganzen sind diese sehr ähnlich wie *S. tundra* Issaitschikow et Rajewsky 1928, aber durch die folgenden Punkte von dem letzteren unterscheidbar; 1) die relativen Werte von der höchsten Breite und von der ösophagealen Länge gegenüber der Körperlänge, und 2) das Fehlen der Zuspitzung am hinteren Ende des Männchens. Zwar sind die genannten Werte bei dieser Subspezies geringer. Weisser fadenförmiger Wurm, zu beiden Enden verschmälernd, mehr deutlich am hinteren Ende. Eine Cuticula umhüllt den Körper, dessen vorderes Ende abgerundet und mit einem hervorragenden Chitinring

(Lippen) versehen ist. Dieser sieht aus wie die beinahe senkrecht vorspringenden dorso-ventralen Teile mit dem trapezoidigen Schnitt. Um den Chitiring sind vier sublaterale Papillen vorhanden, zwischen denen ein Paar lateral liegt. Die Körperlänge ist ca. 35 mm für das Männchen und bis zu 79 mm für das Weibchen, während die Körperbreite (maximale) 0,32 mm und bis zu 0,677 mm je nach dem Geschlecht ausmacht. Der Oesophagus hat eine gesamte Länge von etwa 2,367 mm beim Männchen und bis zu etwa 3,562 mm je nach der Körperlänge beim Weibchen. Das Verhältnis des Oesophagus zu der Körperlänge beträgt 68/1000 beim Männchen und 55/1000 beim Weibchen. Der Nervenring befindet sich beinahe am zweiten Drittel vom borderen Ende der Vulva-Höhe. Das männliche Schwanzende ist rundlich und ohne Zuspitzung und nahe dem Hinterende mit drei Paar relativ gleich grossen, kleineren lateral-Fortsätzen (Papillen) versehen. Ausserdem sind vier Paar praeanale, ein Paar adanale und fünf Paar postanale Geschlechtspapillen vorhanden. Das letztere kleine praeanale Paar enthält noch eine Papille zwischen ihnen.

Das grosse Spiculum, etwa 0,224 mm, erweitert sich am distalen Ende, sich dann weiter verengernd zu einer nicht scharfen Spitze; der Kleine, von etwa 0,047 mm. Länge, zeigt die gekrümmte Form eines Röhrchens. Der weibliche Schwanz endet weniger deutlich verengert und ist mit einem Terminal-Knöpfchen versehen, welches nicht immer glatt ist, aber einmal leicht eingeschnitten oder andersmal mit etlichen weniger auffallend kürzeren, dicken Stacheln versehen sein kann. Zwei lateral-Fortsätze nahe dem Schwanzende (höchstens 0,047 mm davon entfernt, also viel näher als bei den beiden Boviden *Setarien S. labiato-papillosa* und *S. digitata*) zeigen merkliche Schwankungen an ihrer Form (länglich, konisch oder leicht eingeschnitten). Der Anus ist etwa 0,47—0,552 mm vom Schwanzende entfernt. Die Wärzchen auf der Körperoberfläche sind bei dieser Art weniger deutlicher ausgeprägt.

ANERKENNUNG

Bei dieser Gelegenheit möchte ich gerne meinen aufrichtigen Dank für die Freundlichkeit und die Mühe von Herrn Dr. G. BOUVIER, Direktor des Galli-Valerio Institutes, Lausanne, aus-

sprechen. Ohne seine Hilfe und sein Interesse aus der fernen Schweiz wäre diese Arbeit nicht zustande gekommen. Herrn Prof. K. MORISHITA, der Chef der parasitologischen Abteilung, Institut für Mikroben-Krankheiten, Universität Osaka, danke ich für seine Grosszügigkeit, mit der er mir die freie Benützung seines Laboratoriums für die Beendigung dieser Arbeit erlaubte. Auch möchte ich hier an die Mühe des finnischen Kollegen Herrn Dr. Armo SARKKILA, Heinävesi, Finnland, mit Dankbarkeit erinnern. Meinem Wunsch, die Setarien vom *Rangifer tarandus* zu sehen, kam er mit seiner Bemühung dafür entgegen, die — leider — trotz allem ohne Erfolg blieb.

LITERATUR

- ABILDGAARD, P. B. 1789. *Zoologica Danica, seu animalum Daniae et Norvegiae sasiorum ac minus notorum descriptiones et historiae*. 3: 49.
- BAYLIS, H. A. 1936. *On the nomenclature and synonymy of the nematode „Setaria labiato-papillosa“*. Ann. Trop. Med. u. Parasit. 30: 293.
- BÖHM, L. K. und R. SUPPERER. 1955. *Untersuchungen über Setarien (Nematoda) bei heimischen Wiederkäuern und deren Beziehungen zur „Epizootischen Cerebrospinalen Nematodiasis (Setariosis)“*. Z. f. Parasitenk. 17: 165.
- BOULENGER, C. L. 1921. *On some filarid parasites of cattle and other ruminants*. Parasit. 12: 341.
- BUCKLEY, J. C. 1955. Zitiert in der Arbeit von J. A. McFADZEAN über „*Setarial infection in the Gambia, British West Africa*“. Ann. Trop. Med. u. Parasit. 49: 417.
- CAMERON, T. W. M. 1936. *Studies on Endoparasitic Fauna of Trinidad Mammals*. Namad. J. Res. 14: 1.
- CHABAUD, A. G. et M. T. CHOQUET. 1953. *Nouvel essai de classification des filaires (Superfamille des Filarioidea)*. Ann. d. Parasit. 28: 172.
- et R. ROUSSELOT. 1956. *Sur quelques filaires d'Afrique équatoriale*. Ann. d. Parasit. 49: 417.
- COBBOLD, T. S. 1879. *Parasites; A treatise on the Entozoa of man and animals, including some account of the Entozoa*. London.
- DAVAINE, C. 1877. *Entozoaires et Maladies vermineuses de l'homme et des animaux domestiques*. Paris.
- DIESING, C. M. 1951. *Sytema Helminthum*. Vindobonae.
- DUJARDIN, M. F. 1845. *Histoire naturelle des Helminthes*. Paris.
- GRIEDER, H. 1938. *Filaridea, Filariosis und Mikrofilariosis bei verschiedenen Säugetieren*. Schw. Arch. f. Tierh. 80: 485.

- INNES, J. R. M. und C. SHOHO. *Cerebrospinal Nematodiasis*. A. M. A. Arch. Neurol. u. Psy. 70: 325.
- JIMÉNEZ, M. P. 1948. „*Setaria cervi* (Rud. 1819) en bovinos anduluces. Rev. Ibér. d. Parasit. 8: 343.
- KREIS, H. 1952. *Helminthologische Untersuchungen in schweizerischen Tierparks und bei Haustieren*. Schw. Arch. f. Tierh. 94: 449.
- LINSTOW, O. VON. 1906. *Helminthes from the collection of the Colombo Museum, Spolia Zeylan.* 3: 163.
- LOPEZ-NEYRA, C. R. 1956. *Revision de la superfamilia Filarioidea (Weinland, 1858)*. Rev. Ibér. d. Parasit. Ene.-Abr. Oct. 1956: 1-10.
- MAPLESTONE, P. A. 1931. *Parasitic nematodes obtained from animals dying in the Calcutta Zoological Garden*. Record of Ind. Museum (a journal of Ind. zoology). 33: 92.
- MOLIN, R. 1858. *Versuch einer Monographie der Filarien*. Sitz. K. Akad. Wiss., Wien. 28: 365.
- PERRONCITO, D. E. 1882. „*I Parasiti dell Uomo e degli Animali utili*“. Milano. 325.
- 1901. 2 Te Auflage. Milano. 403.
- PURVIS, G. B. 1931. *Setaria labiato-papillosa (Alessandrini, 1838) or Setaria digitata (von Linstow, 1906)*. Vet. Rec. (May 9th). 528.
- RAILLIET, A. 1885. Zitiert in der Arbeit von BAYLIS (1936).
- 1888. *Pneumonie vermineuse chez le chevreuil*. Bull. Soc. Centr. Méd. Vét. 42: 98.
- 1893. *Traité de zoologie médicale et agricole*. Paris. 526.
- und A. HENRY. 1911. *Sur une filaire péritonéale des porcins*. Bull. Soc. Path. Exot. 4: 386.
- RAJEWSKY, S. A. 1929. *Zwei bisher unbekannte Nematoden (Setarien) von Rangifer tarandus und von Cervus canadensis asiaticus*. Zeitschr. f. Infektionsk., Haust. 35: 40.
- SARWAR, M. M. 1946. *Two species of the nematode genus Setaria*. Ind. Vet. J. 22: 405.
- SHOHO, C. 1954. *Epizootische cerebrospinale Nematodiasis (Setariasis und ihre verzweigten Probleme)*. Deut. Tierärz. Wochens. 61: 25.
- 1956. *Cerebrospinal Nematodiasis (Setariasis) in abnormal or inadequate hosts*. The Ceylon Vet. J., IV, 75.
- 1958. *The identity of setarias taken out from the abdominal cavity of Ceylonese spotted deer. Axis axis ceylonensis, Fitzinger*. (Im Druck).
- 1958 b. *Is Setaria labiato-papillosa (Alessandrini, 1838) synonymous with Setaria cervi (Rudolphi, 1919)* (Im Druck.)
- TWAIN, J. W. 1927. *The genus Setaria*. Ann. Trop. Med. u. Parasit. 21: 427.
- WILLIAMS, H. E. 1955. *Studies on the bovine filariid Setaria cervi (Rudolphi, 1819)*. Parasit. 45: 56.





PUBLICATIONS
DU MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

En vente chez **GEORG & Cie**, libraires à Genève.

CATALOGUE DES INVERTÉBRÉS DE LA SUISSE

Fasc. 1. SARCODINÉS par E. PENARD	Fr. 12.50
Fasc. 2. PHYLLOPODES par Th. STINGELIN	» 12.50
Fasc. 3. ARAIGNÉES par R. DE LESSERT	» 40.—
Fasc. 4. ISOPODES par J. CARL	» 8.—
Fasc. 5. PSEUDOSCORPIONS par R. DE LESSERT	» 5.50
Fasc. 6. INFUSOIRES par E. ANDRÉ	» 18.—
Fasc. 7. OLIGOCHÈTES par E. PIGUET et K. BRETSCHER	» 18.—
Fasc. 8. COPÉPODES par M. THIÉBAUD	» 18.—
Fasc. 9. OPILIONS par R. DE LESSERT	» 11.—
Fasc. 10. SCORPIONS par R. DE LESSERT	» 3.—
Fasc. 11. ROTATEURS par E.-F. WEBER et G. MONTET	» 36.
Fasc. 12. DÉCAPODES par J. CARL	» 11.50
Fasc. 13. ACANTHOCÉPHALES par E. ANDRÉ	» 11.—
Fasc. 14. GASTÉROTRICHES par G. MONTET	» 18.—
Fasc. 15. AMPHIPODES par J. CARL	» 12.50
Fasc. 16. HIRUDINÉES, BRANCHIOBELLES et POLYCHÈTES par E. ANDRÉ	» 17.—
Fasc. 17. CESTODES par O. FUHRMANN	» 30.50
Fasc. 18. GASTÉROPODES par G. MERMOD	» 55.—

LES OISEAUX DU PORT DE GENÈVE EN HIVER

par F. DE SCHAECK

Avec 46 figures dans le texte.

Fr. 7.—

En vente au Muséum d'Histoire naturelle de Genève.

CATALOGUE ILLUSTRÉ
DE LA COLLECTION LAMARCK
appartenant au
MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

1^{re} partie. — FOSSILES

1 vol. 4^o avec 117 planches.

Fr. 300.—

IMPRIMÉ EN SUISSE