

J. P. HUGOT

A. SKALLI

**Essai d'utilisation des oxyures comme «
marqueurs » de l'évolution de leurs hôtes :
les primates platyrrhiniens**

Les cahiers de l'analyse des données, tome 12, n° 3 (1987),
p. 311-331

http://www.numdam.org/item?id=CAD_1987__12_3_311_0

© Les cahiers de l'analyse des données, Dunod, 1987, tous droits réservés.

L'accès aux archives de la revue « Les cahiers de l'analyse des données » implique l'accord avec les conditions générales d'utilisation (<http://www.numdam.org/conditions>). Toute utilisation commerciale ou impression systématique est constitutive d'une infraction pénale. Toute copie ou impression de ce fichier doit contenir la présente mention de copyright.

NUMDAM

Article numérisé dans le cadre du programme
Numérisation de documents anciens mathématiques
<http://www.numdam.org/>

ESSAI D' UTILISATION DES OXYURES COMME "MARQUEURS" DE L' EVOLUTION DE LEURS HOTES : LES PRIMATES PLATYRRHINIENS [OXYURES, PLATHYRRINIENS]

J. P. HUGOT (*)

A. SKALLI (**)

1. Introduction

1. 1. Position taxonomique des oxyures étudiés

L' ensemble des oxyures parasites de singes platyrrhini (singes du Nouveau Monde), ont été rassemblés par Inglis et Diaz-Ungria (1960), dans le genre Trypanoxyuris Vevers, 1923. Inglis et Cosgrove (1965), ont ensuite divisé le genre en deux sous unités :

1°, le sous - genre Trypanoxyuris s. s. qui rassemble les parasites de Cebidae (1) et d' Atelidae (1), 2°, le sous-genre Hapaloxuris Inglis et Cosgrove, 1965 qui rassemble les parasites de Callithrichidae (1). Dans un travail précédent (Hugot 1984 a), nous avons adjoint au genre Trypanoxyuris deux espèces parasites d' écureuils holarctiques réunies dans un troisième sous-genre : s. g. Rodentoxuris Quentin et Tenora, 1975. On rassemble actuellement seize espèces dans ces trois sous-genres . Quinze de ces espèces ont été étudiées dans plusieurs articles préliminaires qui fournissent les données morphologiques utilisées dans la suite de cette étude (voir Hugot 1984 a, b et 1985 - Hugot et Vaucher, 1985). Le Tableau I donne la liste des espèces ainsi que les noms scientifiques de leurs hôtes respectifs (2).

(1) Pour la subdivision des Platyrrhini en trois familles : Cebidae, Atelidae et Callithrichidae nous nous référons à Hoffstetter (1982).

(2) Les noms scientifiques des hôtes sont actualisés en référence à Honacki et al. (1982).

(*) Laboratoire de Zoologie (Vers), au CNRS, Muséum d'Histoire naturelle, 61, rue Buffon, 75231 Paris CEDEX 05.

(**) Laboratoire de Statistique, Université Pierre et Marie Curie. Paris.

Ecole Mohammadia d'Ingénieurs. B.P. 765 Rabat-Agdal.

1. 2. Hypothèse de travail

Les oxyures sont des témoins de l' évolution de leurs hôtes.

Cameron (1929), avait émis l' hypothèse que les oxyures parasites de Primates auraient évolué avec leurs hôtes mais avec une vitesse d' évolution moins grande, de telle sorte qu' une seule espèce parasite serait spécifique de chaque genre hôte. En ce qui concerne le genre Trypanoxyuris cette règle a été confirmée par les études ultérieures puisque :

- Ingiis et Diaz-Ungria (1960), et Inglis (1961), ont montré que beaucoup d' exceptions apparentes résultaient soit d' erreurs de diagnose, soit de contaminations accidentelles survenues en captivité,

- les différentes espèces que nous avons redécrites ont toutes été collectées dans le genre hôte qui leur est considéré comme spécifique,

- les trois espèces que nous avons récemment décrites (voir Tableau I), concernent des genres hôtes pour lesquels aucun parasite spécifique n' était encore connu.

Dans la classification des singes platyrrhini qui est représentée ci-dessous, les genres pour lesquels on ne connaît pas encore d' oxyure parasite spécifique sont signalés par un astérisque :

super-famille	familles	sous-familles	genres
Ateloides	Atelidae	Atelinae	Ateles
			Brachyteles*
	Cebidae	Alouattinae	Lagothrix
			Alouatta
		Cebinae	Cebus
			Saimiri
		Pitheciinae	Pithecia
			Chiropotes
			Cacajao*
	Callithricidae	Aotinae	Aotes
			Callicebus
		Callithricinae	Callithrix
			Oedipomides
			Callimico
			Tamarinus
			Cebuella*

On connaît par conséquent un oxyure spécifique pour treize des seize genres actuellement admis chez les Platyrrhini . [Le cas de *Brachyteles* est particulier : un oxyure a en effet été décrit dans ce genre, malheureusement cette description est trop succincte pour que nous puissions en utiliser les éléments ici. Dans un travail préliminaire (Hugot 1985), nous avons toutefois admis cette espèce dans le sous-genre Trypanoxyuris]. Or l' étude montre, avant même une analyse détaillée, qu' il existe entre certaines espèces des Trypanoxyuris des ressemblances qui paraissent souligner la proximité de leurs hôtes respectifs dans la classification des Platyrrhini ; par exemple : entre les deux espèces parasites des genres Ateles et Lagothrix, ou bien entre les parasites des genres Pithecia et Chiropotes, ou encore entre les quatre espèces du sous-genre Hapaloxymuris toutes parasites de Callithrichidae . Dans le présent travail nous avons étudié les caractéristiques des différents groupes morphologiques que l' Analyse des Données permet de distinguer à l' intérieur du genre afin de comparer la (ou les) répartition(s) des parasites ainsi obtenue(s) et la classification actuelle de leurs hôtes. Autrement dit nous avons testé l' hypothèse selon laquelle ces oxyures pourraient être utilisés comme des témoins (ou des marqueurs) de l' histoire évolutive de leurs hôtes.

2. DESCRIPTION DES ESPECES PARASITES

Les variables utilisées sont les caractères morphologiques des parasites, découpés de telle manière que pour chaque variable et pour chaque espèce puisse être utilisé le code 0 (= absent), ou 1 (= présent). Dans des analyses préliminaires nous avons également utilisé certaines mensurations des parasites préalablement découpées en classe. L' interprétation de ces analyses n' a montré aucun recoupement entre les caractères morphologique et les mensurations et l' analyse dont nous présentons ci-après les résultats détaillés a donc été réalisée à partir des seules variables morphologiques.

2. 1. Rappel sur la morphologie des oxyures

La définition des termes anatomiques qui servent à décrire les variables peut être trouvée dans Quentin (1971-1973), et Hugot (1986). Pour comprendre ce qui suit, il faut savoir que le corps d' un oxyure mâle ou femelle a grossièrement la forme d' un cigare dont l' extrémité tronquée constituerait la tête (ou région céphalique) et l' extrémité effilée la queue. Au sommet de la tête s' ouvre la bouche, le plus souvent délimitée par trois lèvres (une lèvre dorsale et deux lèvres latéro-ventrales), et entourée par six terminaisons nerveuses : deux papilles céphaliques dorsales, deux papilles céphaliques ventrales et deux amphides latérales. Ces terminaisons nerveuses délimitent elles-mêmes le plateau céphalique. Chez les parasites les plus primitifs : - les lèvres sont de taille égale et de forme simple, - les terminaisons nerveuses sont disposées selon un cercle ou selon les sommets d' un hexagone régulier.

Chez les parasites les plus évolués : - la forme des lèvres peut se compliquer de manière considérable et dans certains cas la symétrie à trois axes est remplacée

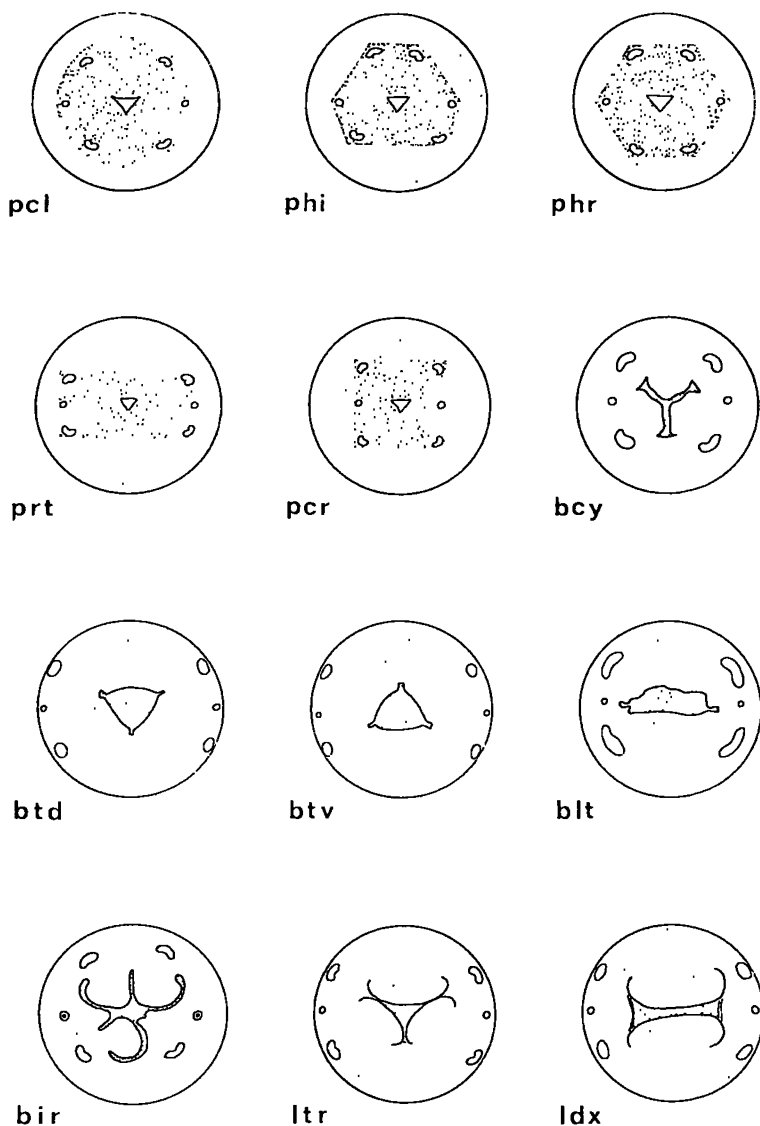


Figure 1. Description des variables morphologiques plateau céphalique : circulaire, PCL - hexagonal régulier, PHI - hexagonal irrégulier, PHR - rectangulaire, PRT - carré, PCR ; ouverture buccale : en forme de Y, BCY - triangulaire à base dorsale, BTD - triangulaire à base ventrale, BTV - étirée latéralement, BLT - découpée irrégulièrement, BIR ; lèvres : trois lèvres, LTR - deux lèvres, LDX. L'extrémité céphalique est représentée en vue apicale. L'ouverture buccale est entourée par les six terminaisons nerveuses : deux papilles céphaliques dorsales, deux papilles céphaliques ventrales et deux amphides latérales. Par convention la région dorsale est orientée vers le haut de la figure.

par une symétrie bilatérale dans laquelle il n'existe plus que deux lèvres (une lèvre dorsale et une lèvre ventrale), tandis que les papilles céphaliques d' un même côté, semblent s' être rapprochées latéralement de l' amphide correspondante.

Le corps des oxyures est entouré par un tégument semi-rigide : la cuticule, qui s' invagine au niveau de l' ouverture buccale et forme au fond de la bouche les trois dents oesophagiennes disposées selon la même symétrie que les lèvres. Chez les espèces les plus évoluées les reliefs constitués par ces dents oesophagiennes peuvent se compliquer et (ou) leur disposition tendre vers la symétrie deux. Immédiatement en arrière de la tête la cuticule est renflée à la manière d' un capuchon annulaire qui constitue la vésicule céphalique, elle-même plus ou moins différenciée (c'est à dire ici, subdivisée en anneaux successifs dont la taille relative varie). Enfin latéralement la cuticule constitue de part et d' autre du corps des crêtes longitudinales plus ou moins développées et qui peuvent se dédoubler : ce sont les ailes latérales.

2. 2. Liste des variables retenues:

Pour décrire les espèces parasites étudiées nous avons utilisé trente-huit variables morphologiques représentées sur les figures 1 à 3 et désignées dans les analyses par un sigle de trois lettres, comme suit :- plateau céphalique : circulaire, PCL - hexagonal régulier, PHI - hexagonal irrégulier, PHR - rectangulaire, PRT - carré, PCR- ouverture buccale : en forme de Y, BCY - triangulaire à base dorsale, BTD - triangulaire à base ventrale, BTV - étirée latéralement, BLT - découpée irrégulièrement, BIR- lèvres : trois lèvres, LTR - deux lèvres, LDX- forme des lèvres : simple peu développées, LPD - simple bien développées, LBP - bord libre épaissi, LEP - bord libre bilobé, LBB - lobes latéraux hypertrophiés, LLH - en forme de languettes, LAG - dorsale hypertrophiée, LDH- dents oesophagiennes : simples symétriques (ordre 3), DSY - dorsale atrophiée, DDA - dorsale fusionnée avec la lèvre, DDF - face apicale plane, DAP - un denticule médian, DTC - papilles céphaliques : en carré, PPC - ventrales rapprochées des amphides, PPV - ventrales et dorsales rapprochées des amphides, PPD - vésicule céphalique : anneaux également développés, VAN - premier anneau en forme de calotte, VCL - premier anneau en forme de couronne, VCR - anneaux suivants atrophiés, VAT - cuticule épaissie, VEP - ailes latérales pénétrant la vésicule, VCP- ailes latérales : section transversale triangulaire, ATR - section transversale arrondie, AAR - bien développées, ADV - réduites, ARD - atrophiées ou crêtes fusionnées, AAT2.

2.3. Présentation du tableau des données:

Chez les Oxyuridae le dimorphisme sexuel plus ou moins accentué est la règle : c' est à dire que dans une même espèce le mâle et la femelle sont rarement identiques pour les caractères qu' ils ont en commun. Sur le Tableau II , les espèces parasites sont donc représentées par le sigle de trois lettre qui leur a été attribué (voir Tableau I), précédé de la lettre M ou F selon qu' il s' agit du mâle

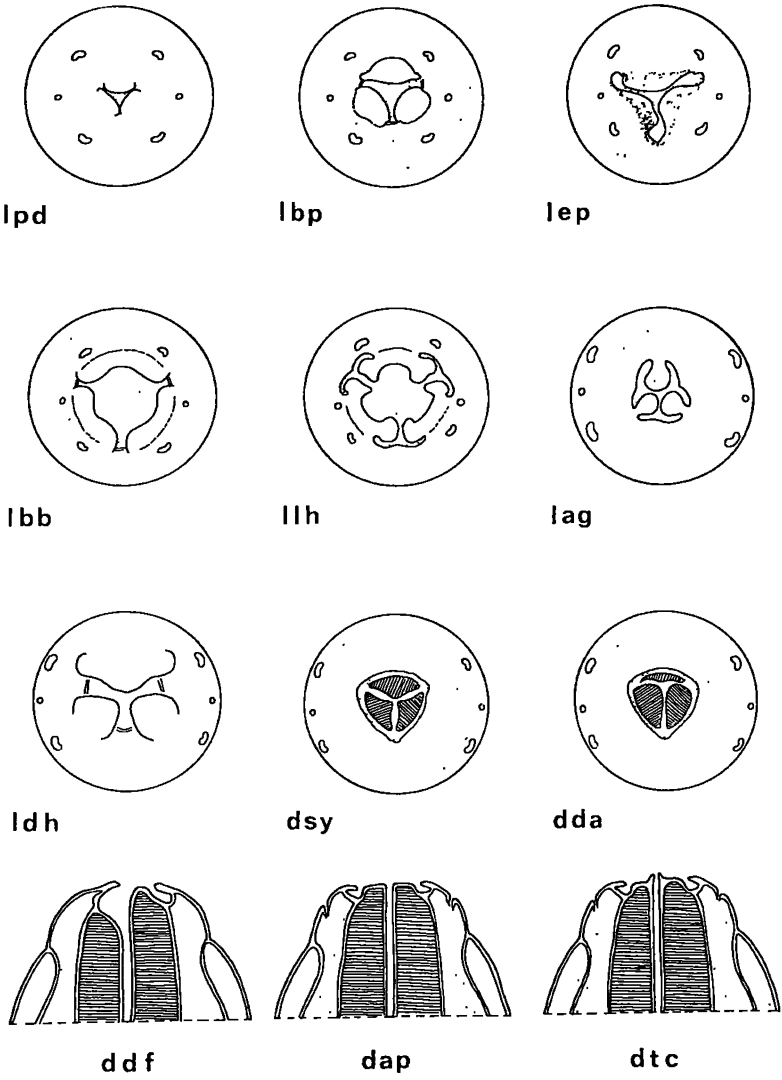


Figure 2. Description des variables morphologiques de la forme des lèvres : simple peu développées, LPD - simple bien développées, LBP - bord libre épaissi, LEP - bord libre bilobé, LBB - lobes latéraux hypertrophiés, LLH - en forme de languettes, LAG - dorsale hypertrophiée, LDH; dents oesophagiennes : simples symétriques (ordre 3), DSY - dorsale atrophiée, DDA - dorsale fusionnée avec la lèvre, DDF - face apicale plane, DAP - un denticule médian, DTC. Sur les neuf premiers dessins : l'extrémité céphalique est représentée en vue apicale. L'ouverture buccale est entourée par les six terminaisons nerveuses : deux papilles céphaliques dorsales, deux papilles céphaliques ventrales et deux amphides latérales. Par convention la région dorsale est orientée vers le haut de la figure. Sur les trois dessins du bas de la figure l'extrémité céphalique est représentée en coupe frontale.

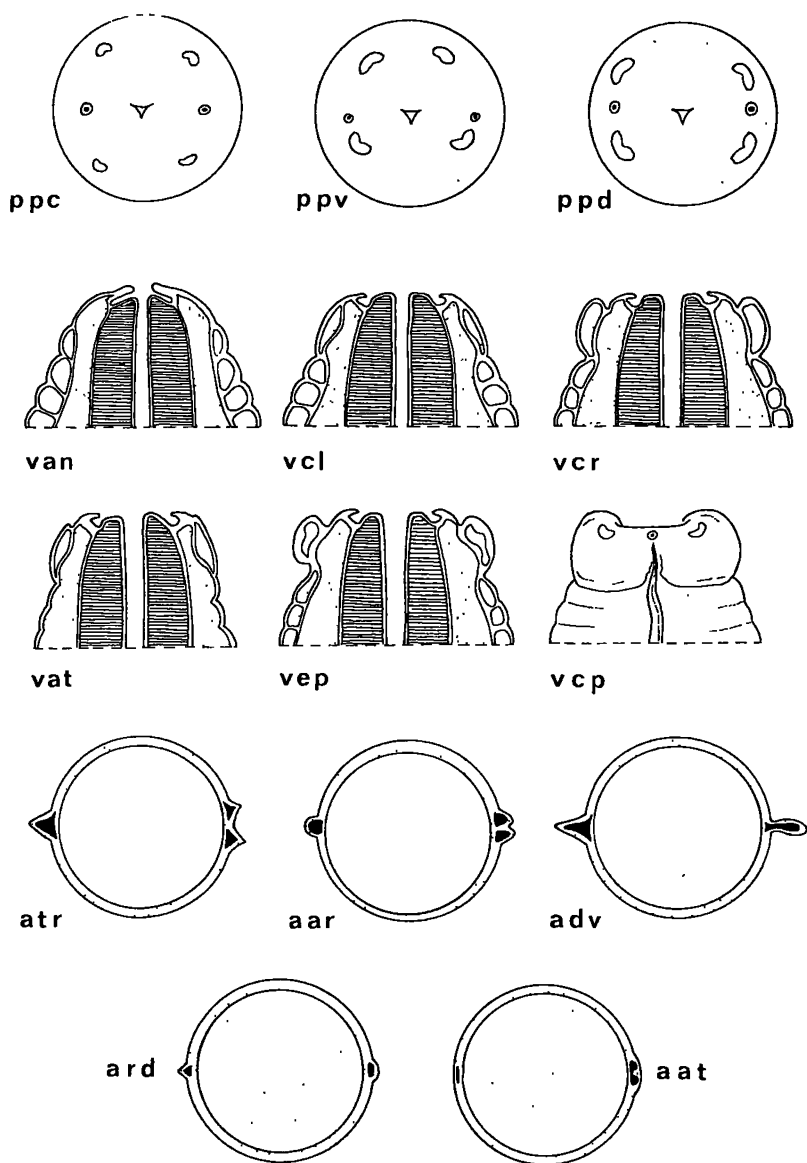


Figure 3. Description des variables morphologiques papilles céphaliques : en carré, PPC - ventrales rapprochées des amphides, PPV - ventrales et dorsales rapprochées des amphides, PPD ; vésicule céphalique : anneaux également développés, VAN - premier anneau en forme de calotte, VCL - premier anneau en forme de couronne, VCR - anneaux suivants atrophiés, VAT - cuticule épaissie, VEP - ailes latérales pénétrant la vésicule, VCP ; ailes latérales : section transversale triangulaire, ATR - section transversale arrondie, AAR - bien développées, ADV - réduites, ARD - atrophiées ou crêtes fusionnées, AAT. Sur les trois premiers dessins : l'extrémité céphalique est représentée en vue apicale. L'ouverture buccale est entourée par les six terminaisons nerveuses : deux papilles céphaliques dorsales, deux papilles céphaliques ventrales et deux amphides latérales. Par convention la région dorsale est orientée vers le haut de la figure. Sur les cinq dessins suivants l'extrémité céphalique est représentée en coupe frontale. Le neuvième dessin représente l'extrémité céphalique en vue latérale. Les cinq dessins du bas de la figure représentent des coupes transversales du corps.

LISTE DES ESPECES

LISTE DES HOTES

TRY	<u>Trypanoxyuris trypanuris</u> VEVERS, 1923	<u>Pithecia pithecia</u> (L.), <u>P. monachus</u> E. Geo.
SAT	<u>Trypanoxyuris satanas</u> Hugot, 1965	<u>Chiropotes satanas</u> (Hoffmansegg), <u>C. chiropotes</u> Humbolt
CAB	<u>Trypanoxyuris callicebi</u> Hugot et Vaucher, 1965	<u>Callicebus moloch</u> (Hoffmansegg)
MIC	<u>Trypanoxyuris microon</u> (Linstow, 1907)	<u>Aotes trivirgatus</u> Humbolt
SCE	<u>Trypanoxyuris scleratus</u> (Travassos, 1925)	<u>Saimiri sciureus</u> (L.), <u>S. orstedii</u> (Reinhardt)
CLE	<u>Trypanoxyuris clementinae</u> Hugot, 1965	<u>Cebus apella</u> (L.), <u>C. albifrons</u> (Humbolt)
MIN	<u>Trypanoxyuris minutus</u> (Schneider, 1886)	<u>Alouatta seniculus</u> (L.)
LAG	<u>Trypanoxyuris legothricis</u> (Buckley, 1931)	<u>Legothrix</u> spp.
ATE	<u>Trypanoxyuris atelis</u> (Cameron, 1929)	<u>Ateles ater</u> Cuvier
OED	<u>Haploxyuris oedipi</u> Inglis et Cosgrove, 1965	<u>Oedipomidas oedipus</u> (L.)
GOE	<u>Haploxyuris goeldii</u> Inglis et Cosgrove, 1965	<u>Callimico goeldii</u> (Thomas)
TAM	<u>Haploxyuris tamarinus</u> (Inglis et Dunn, 1964)	<u>Tamarinus nigricollis</u> (Spix)
CAL	<u>Haploxyuris callithricis</u> (Solomon, 1933)	<u>Callithrix jacchus</u> (L.)
SCI	<u>Rodentoryuris sciuri</u> (Cameron, 1932)	<u>Sciurus vulgaris</u> L., <u>S. carolinensis</u> Gmelin
BIC	<u>Rodentoryuris bicristata</u> Hugot, 1964	<u>Glaucomys sabrinus</u> (Shaw), <u>G. vulvus</u> (L.), <u>G. niger</u> (L.)

Tableau I. Listes des espèces du genre Trypanoxyuris et de leurs hôtes respectifs : le sigle de trois lettres qui se trouve au début de chaque ligne sert à désigner le parasite correspondant sur les figures et les tableaux suivants. Seules les quinze espèces du genre (qui en comprend seize), dont les descriptions sont suffisamment détaillées ont été retenues.

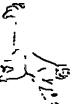
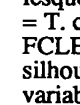
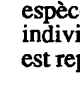
	MYRI : PHI, BTV, LTR, LEP, LBB, LLH, DSY, DAP, PPV, VCL, AAR, ARD		MYTE : PRT, BLT, LDH, LEP, DSY, DDA, DDF, PPD, VCR, VAT, AAR, ARD
	FTRY : PHI, BTV, LTR, LEP, LBB, LLH, DSY, DAP, PPV, VCL, AAR, AAT		FATE : PRT, BLT, LDH, LEP, DDA, DDF, PPD, VCR, VAT, AAR, AAT
	MSAT : PHI, BTV, LTR, LEP, LBB, LLH, DSY, DAP, PPV, VCL, AAR, AAT		MOED : PCL, BCY, LTR, LPD, DSY, DAP, PPC, VAN, ATR, ADV
	FSAT : PHI, BTV, LTR, LEP, LBB, LLH, DSY, DAP, PPV, VCL, AAR, AAT		FOED : PCR, BCY, LTR, LPD, LDH, DSY, DAP, PPC, VAN, ATR, ARD
	FCAB : PHI, BTV, LTR, LEP, DSY, DAP, PPC, VCL, ATR, ADV		MGDE : PCL, BCY, LTR, LPD, DSY, DAP, PPC, VAN, ATR, ADV
	MMIC : PCL, BCY, LTR, LEP, LBB, DSY, DAP, PPV, VCL, ATR, ADV		FGDE : PCR, BCY, LTR, LPD, LDH, DSY, DAP, PPC, VAN, ATR, ARD
	FMIC : PCL, BCY, LTR, LEP, LBB, DSY, DAP, PPV, VCL, ATR, ARD		MYAM : PCL, BCY, LTR, LPD, DSY, DAP, PPC, VAN, ATR, ADV
	MSCE : PCL, BTD, LTR, LEP, LBB, DSY, DTC, PPV, VEP, ATR, ADV		FTAM : PCR, BCY, LTR, LPD, LDH, DSY, DAP, PPC, VAN, ATR, ARD
	FSCE : PHR, BTD, LTR, LEP, DSY, DTC, PPD, VCR, VAT, VEP, VCP, ATR, ADV		MCAL : PCL, BCY, LTR, LPD, DSY, DAP, PPC, VAN, ATR, ADV
	FCLE : PHR, BTD, LTR, LEP, DSY, DTC, PPD, VCR, VAT, VEP, VCP, ATR, ADV		FCAL : PCR, BCY, LTR, LPD, LDH, DSY, DAP, PPC, VAN, ATR, ARD, AAT
	MMIN : PRT, BIR, LTR, LEP, LAG, DSY, DDF, PPD, VCR, AAR, ARD		
	FMIN : PRT, BIR, LTR, LEP, LAG, DSY, DDF, PPD, VCR, VAT, AAR, AAT		
	MLAG : PRT, BLT, LDH, LEP, DSY, DDA, DDF, PPD, VCR, VAT, AAR, ARD		
	FLAG : PRT, BLT, LDH, LEP, DDA, DDF, PPD, VCR, VAT, AAR, AAT		

Tableau II. Description des espèces à l'aide des variables morphologiques : les espèces parasites sont représentées par le sigle de trois lettres qui leur a été attribué (voir Tableau I), précédé de la lettre M ou F selon qu'il s'agit du mâle ou de la femelle, et suivi de la liste des variables pour lesquelles chacun de ces individus peut être codé : 1 (= présent). Pour deux de ces espèces : CAB = T. callicebus et CLE = T. clementinae, les mâles sont inconnus et seuls les individus FCAB et FCLE sont par conséquent représentés. A côté de chaque espèce parasite est représentée la silhouette du genre hôte spécifique qui lui correspond ou de la femelle, et suivi de la liste des variables pour lesquelles chacun de ces individus peut être codé : 1 (= présent). Pour deux de ces espèces : CAB = T. callicebus et CLE = T. clementinae, les mâles sont inconnus et seuls les individus FCAB et FCLE sont par conséquent représentés. Enfin à côté de chaque espèce parasite est représentée la silhouette du genre hôte spécifique qui lui correspond.

3. Analyses des données morphologiques:

3. 1. Enchaînement des analyses.

Présentation des résultats Nous avons successivement réalisé une analyse factorielle des correspondances (AFC), et une classification ascendante hiérarchique (CAH) : 1°, en utilisant uniquement les descriptions des individus mâles, 2°, en utilisant uniquement les descriptions des individus femelles, 3°, en mettant bout à bout pour chaque espèce la description du mâle et celle de la femelle correspondante, 4°, en utilisant les descriptions des mâles et des femelles comme celles d' autant d' individus (ou d' espèces), indépendantes. Les résultats des quatre analyses successivement réalisées se sont avérés si proches entre eux que nous avons choisi de ne présenter en détail que la dernière de ces analyses (celle dans laquelle les mâles et femelles de chaque espèce sont traités comme autant d' individus indépendants). Cette analyse présente en effet sur les autres l' avantage de donner une représentation du dimorphisme sexuel. Les projections des points représentant les espèces (mâles et femelles), et les variables sur le plan des axes 1 et 2, et sur le plan des axes 1 et 3, sont représentées sur les figures 4 et 6 respectivement. Sur ces figures : - les points représentant les espèces sont soulignés, - les points représentant les variables sont accolés à un symbole qui définit leur appartenance à l' un des cinq ensembles de variables que nous distinguons et dont la liste est donnée dans le Tableau III. Sur le Tableau IV : - les espèces (mâles et femelles) sont énumérées dans l' ordre décroissant de leurs coordonnées sur l' axe 1, - pour chaque espèce est indiquée , 1°, la valeur du coefficient COR sur chacun des axes 1, 2 et 3, 2°, la somme de ces coefficients pour les combinaisons des axes (1+2), (1+3) et (1+2+3). Les figures 5 et 7 sont des schémas qui représentent notre interprétation de l' AFC lorsque l' on combine les axes

(1+2), puis (1+2+3), respectivement. La figure 8 représente les résultats de la CAH. Sur ces trois figures : - chaque espèce parasite (mâle ou femelle), est représentée par la silhouette du genre hôte qui lui correspond, - les silhouettes qui représentent les femelles sont en pointillés et regardent vers la droite de la figure, - les silhouettes qui représentent les mâles sont claires et regardent vers la gauche de la figure.

3. 2. Résultats de l' analyse des correspondances :

interprétation des axes et des plans

Les valeurs propres en pourcentage puis en pourcentage cumulé des quatre premiers axes sont respectivement de :

axe 1 30% 30%; axe 2 19% 49%; axe 3 16% 65%; axe 4 8% 73%

Les valeurs propres cumulées des axes 1 + 2, soit 49%, et des axes 1 + 3, soit 46%, sont donc très proches. Sur chaque axe le CTR moyen est $1\ 000 / 38 = 26$ pour les variables et $1\ 000 / 28 = 36$ pour les espèces. A chaque

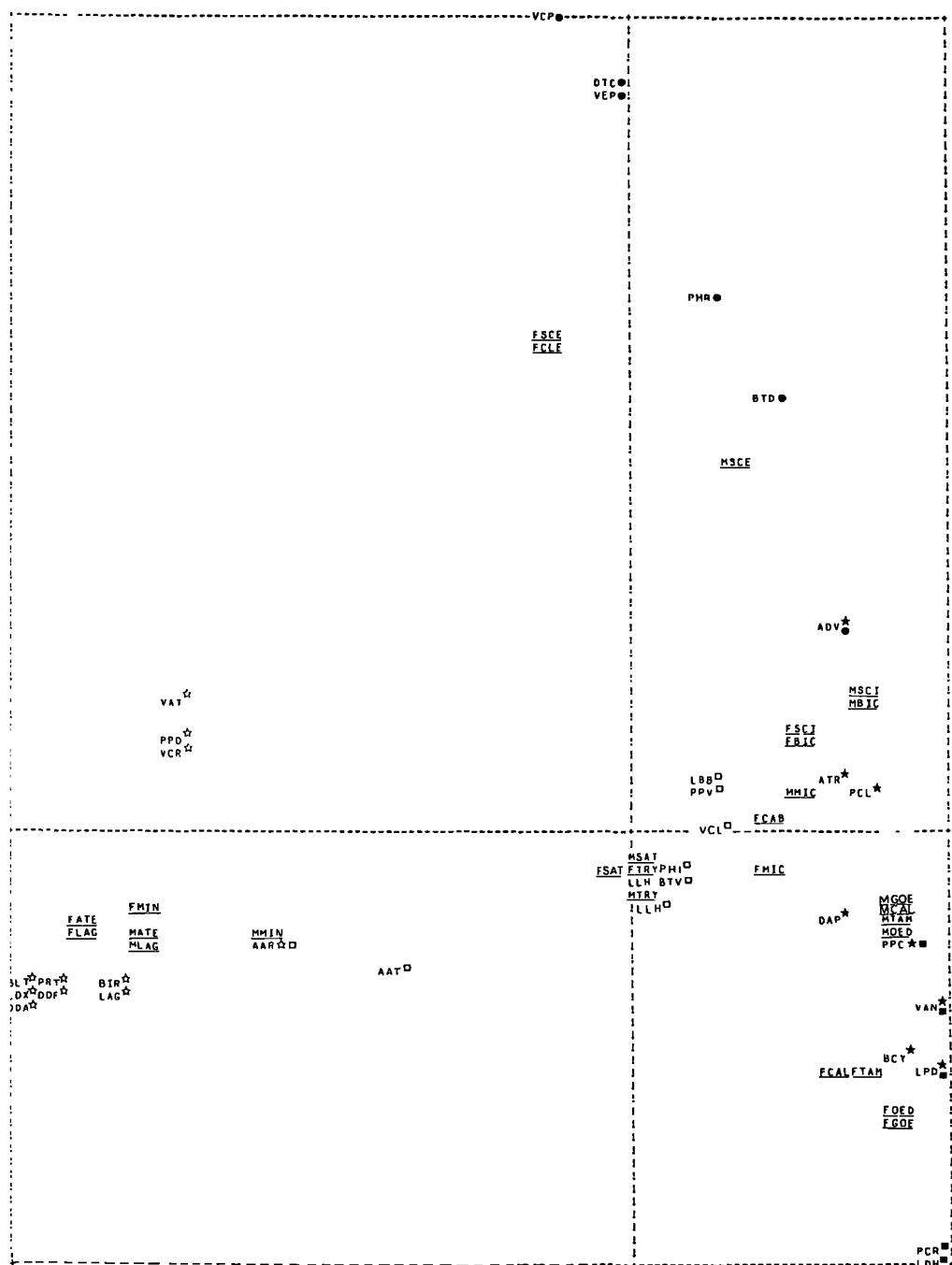


Figure 6. Projections des points représentant les espèces (mâles et femelles), et les variables sur le plan des axes 1 et 3 : - les points représentant les espèces sont soulignés, - les points représentant les variables sont accolés à un symbole qui définit leur appartenance à l'un des cinq ensembles de variables que nous distinguons et dont la liste est donnée dans le Tableau III.

CARACTÈRES		1 1	1 * F	COR	CTR	1 1	2 * F	COR	CTR	
<u>ensemble 1</u> ★										
pl. oéph. rectangulaire		PRT	- 1741	895	83		PHI	1856	779	120
ouv. buoc. étirée latéralement		BLT	- 1855	592	63		BTU	1856	779	120
ouv. buoc. découpée irrégulièrement		BIR	- 1513	181	21		LBB	1417	699	98
deux lèvres		LDX	- 1855	592	63		LLH	2086	788	122
lèvres en f. de languettes		LAG	- 1513	181	21		PPV	1417	699	98
dent dorsale atrophiée		DDA	- 1824	755	76		VCL	1157	643	84
dent dorsale fusionnée avec la lèvre		DDF	- 1741	895	83		AAR	599	214	25
pap. ventr. et dors. rapprochées des amphides		PPD	- 1374	818	69		AAT	670	159	22
vés. oéph. 1er anneau en forme de couronne		VCR	- 1374	818	69					
vés. oéph. anneaux suivant atrophiés		VAT	- 1381	696	61					
ailes lat. section transversale arrondie		AAR	- 1032	635	49					
<u>ensemble 2</u> ★										
pl. oéph. circulaire		PCL	718	224	21		PCR	- 808	110	18
ouv. buoc. en forme de Y		BCY	817	345	30		LPD	- 735	133	23
lèvres simples peu développées		LPD	925	211	23		LDH	- 808	110	18
dent : face apicale plane		DAP	613	723	33		PPC	- 512	203	24
papilles disposées en carré		PPC	807	504	39		VAN	- 738	273	38
vés. oéph. 1er anneau en forme de calotte		VAN	871	381	35					
ailes lat. section transversale triangulaire		ATR	630	653	33					
ailes lat. bien développées		ADV	577	265	20					
<u>ensemble 3</u> □										
pl. oéph. hexagonal irrégulier							PHI	1856	779	120
ouv. buoc. triangulaire à base ventrale							BTU	1856	779	120
bord libre des lèvres bitubées							LBB	1417	699	98
lobes latéraux hypertrophiés							LLH	2086	788	122
pap. ventrales rapprochées des amphides							PPV	1417	699	98
vés. oéph. 1er anneau en forme de calotte							VCL	1157	643	84
ailes lat. section transversale arrondie							AAR	599	214	25
ailes latérales atrophiées							AAT	670	159	22
<u>ensemble 4</u> ■										
pl. oéph. carré							PCR	- 808	110	18
lèvres simples peu développées							LPD	- 735	133	23
lèvre dorsale hypertrophiée							LDH	- 808	110	18
papilles disposées en carré							PPC	- 512	203	24
vés. oéph. 1er anneau en forme de calotte							VAN	- 738	273	38
<u>ensemble 5</u> ●										
pl. oéph. hexagonal régulier							PHR	1616	441	90
ouv. buoc. triangulaire à base dorsale							BDT	1332	591	107
dent portant 1 denticule médian							DTG	2280	692	134
vés. oéph. cuticule épaissie							VEP	2280	692	134
ailes lat. pénétrant la vésicule							VCP	2501	567	108
ailes latérales réduites							ADV	614	300	42

S/S GENRE	ESPECE	J1	1° F	COR 1	COR 2	COR 3	COR 1+2	COR 1+3	COR 1+2+3
<i>Haploxyuris</i>	<i>oedipi</i>	MOED	787	394	128	40	522	434	562
<i>Haploxyuris</i>	<i>goeldii</i>	MGOE	787	394	128	40	522	434	562
<i>Haploxyuris</i>	<i>tamarin</i>	MTAM	787	394	128	40	522	434	562
<i>Haploxyuris</i>	<i>callithricis</i>	MCAL	787	394	128	40	522	434	562
<i>Haploxyuris</i>	<i>oedipi</i>	FUED	747	252	158	315	410	567	725
<i>Haploxyuris</i>	<i>goeldii</i>	FGOE	747	252	158	315	410	567	725
<i>Haploxyuris</i>	<i>tamarin</i>	FTAM	728	239	144	236	383	475	619
<i>Rodentoxuris</i>	<i>bicristata</i>	MBIC	658	202	119	93	321	295	414
<i>Rodentoxuris</i>	<i>sciuri</i>	MSCI	658	202	119	93	321	295	414
<i>Haploxyuris</i>	<i>callithricis</i>	FCAL	597	177	94	257	271	434	528
<i>Trypanoxuris</i>	<i>micron</i>	FMIC	396	105	141	6	246	111	252
<i>Rodentoxuris</i>	<i>bicristata</i>	FBIC	543	209	4	69	213	278	282
<i>Rodentoxuris</i>	<i>sciuri</i>	FSCI	543	209	4	69	213	278	282
<i>Trypanoxuris</i>	<i>micron</i>	MMIC	468	156	141	9	297	165	306
<i>Trypanoxuris</i>	<i>callicebi</i>	FCAB	405	89	217	2	306	91	308
<i>Trypanoxuris</i>	<i>sceleratus</i>	MSCE	306	33	9	444	42	477	486
<i>Trypanoxuris</i>	<i>trypanuris</i>	MTRY	71	2	822	8	824	830	832
<i>Trypanoxuris</i>	<i>trypanuris</i>	FTRY	10	0	932	3	932	3	935
<i>Trypanoxuris</i>	<i>satenas</i>	FSAT	10	0	932	3	932	3	935
<i>Trypanoxuris</i>	<i>satenas</i>	MSAT	10	0	932	3	932	3	935
<i>Trypanoxuris</i>	<i>sceleratus</i>	FSCE	-228	17	84	745	101	762	846
<i>Trypanoxuris</i>	<i>clementinae</i>	FCLE	-228	17	84	745	101	762	846
<i>Trypanoxuris</i>	<i>minutus</i>	MMIN	-1108	307	10	22	317	329	339
<i>Trypanoxuris</i>	<i>minutus</i>	FMIN	-1422	515	9	14	524	529	538
<i>Trypanoxuris</i>	<i>legothricis</i>	MLAG	-1438	747	42	32	789	779	821
<i>Trypanoxuris</i>	<i>etelis</i>	MATE	-1438	747	42	32	789	779	821
<i>Trypanoxuris</i>	<i>legothricis</i>	FLAG	-1664	800	19	22	819	822	841
<i>Trypanoxuris</i>	<i>etelis</i>	FATE	-1664	800	19	22	819	822	841

Tableau IV (ci-dessus). Représentation des espèces sur les axes 1, 2 et 3 : - les espèces (mâles et femelles) sont énumérées dans l'ordre décroissant de leurs coordonnées sur l'axe 1, - pour chaque espèce est indiquée, 1°, la valeur du coefficient COR sur chacun des axes 1, 2 et 3, 2°, la somme de ces coefficients pour les combinaisons des axes (1+2), (1+3) et (1+2+3), (voir les autres explications dans le texte).

Tableau III (ci-contre). Description des ensembles de variables servant à interpréter les axes (voir explications dans le texte).

ce groupe : - pour chaque espèce la femelle est plus évoluée que le mâle, - les parasites respectifs d'Ateles et de Lagothrix sont plus proches de la symétrie bilatérale parfaite que ne l'est le parasite d'Alouatta. L'ensemble 2 regroupe la presque totalité des variables qui définissent les états les plus primitifs pour les différents caractères que nous avons utilisés. On trouve associé à cet ensemble : - d'une part les parasites (mâles et femelles), de rongeurs sciuridae, - d'autre part les parasites (mâles et femelles), de singes callithrichidae. Le Tableau IV montre toutefois que ces derniers sont de loin les mieux représentés à cette extrémité de l'axe.

3. 2. 2. interprétation de l' axe 2

Les variables correspondant aux coordonnées positives constituent l'ensemble 3, celles correspondant aux coordonnées négatives constituent l' ensemble 4 (voir Tableau III). La somme des coefficients CTR pour les variables appartenant à ces deux ensembles est égale à 810/1 000. Les variables de l' ensemble 3 caractérisent un groupe morphologique qui rassemble les oxyures parasites de singes pitheciinae (Pithecia + Chiropotes), et Aotinae (Aotes + Callicebus), dans lequel : - les structures céphaliques se différencient tout en conservant la symétrie de type trois, - la vésicule céphalique et les ailes latérales se différencient selon des modalités particulières. Dans ce groupe : - le dimorphisme sexuel est relativement peu accentué, - les parasites de Pitheciinae sont les plus évolués et les mieux représentés à cette extrémité de l'axe. L' ensemble 4 recouvre partiellement l' ensemble 2, mais s' en distingue par les variables PCR (plateau céphalique carré) et LDH (lèvre dorsale hypertrophiée), qui caractérisent une spécialisation particulière aux femelles des parasites de Callithrichidae qui sont les mieux représentées à cette extrémité de l'axe : dans ce groupe les structures céphaliques se rapprochent de la symétrie bilatérale mais selon un mode différent de celui observé chez les parasites d' Atelidae (ensemble 1).

3. 2. 3. interprétation du plan des axes 1 et 2:

Dans notre interprétation, représentée sur le schéma de la figure 5 : - les flèches noires représentent les axes 1 et 2, - les flèches blanches représentent trois lignées évolutives distinctes, chacune caractérisée par un type particulier de spécialisation de leurs structures buccales (correspondants aux ensemble 1, 2 et 3 respectivement), - les flèches blanches ont pour origine l' ensemble 2 qui regroupe les états de caractères les moins évolués et pourrait correspondre à un hypothétique type primitif, - les silhouettes des hôtes sont disposées dans une position d' autant plus éloignée de l' ensemble 2 que le parasite (mâle ou femelle) qui lui correspond est morphologiquement plus évolué. Les parasites de singes cebinae et de rongeurs sciuridae qui sont mal représentés dans ce plan, n' ont pas été figurés.

3. 2. 4. interprétation de l' axe 3:

Les variables de l' ensemble 5 (coordonnées positives) permettent de caractériser les parasites de singes cebinae (Cebus et Saimiri), chez lesquels : - les structures buccales sont relativement primitives, - la vésicule céphalique et les ailes latérales ont évolué selon des modalités propres à ce petit groupe(voir Tableau III). Dans ce groupe les parasites femelles sont morphologiquement les plus évolués.

3. 3. Interprétation synthétique des résultats:

3. 3. 1.Interprétation combinée des facteurs 1, 2 et 3 de l' AFC:

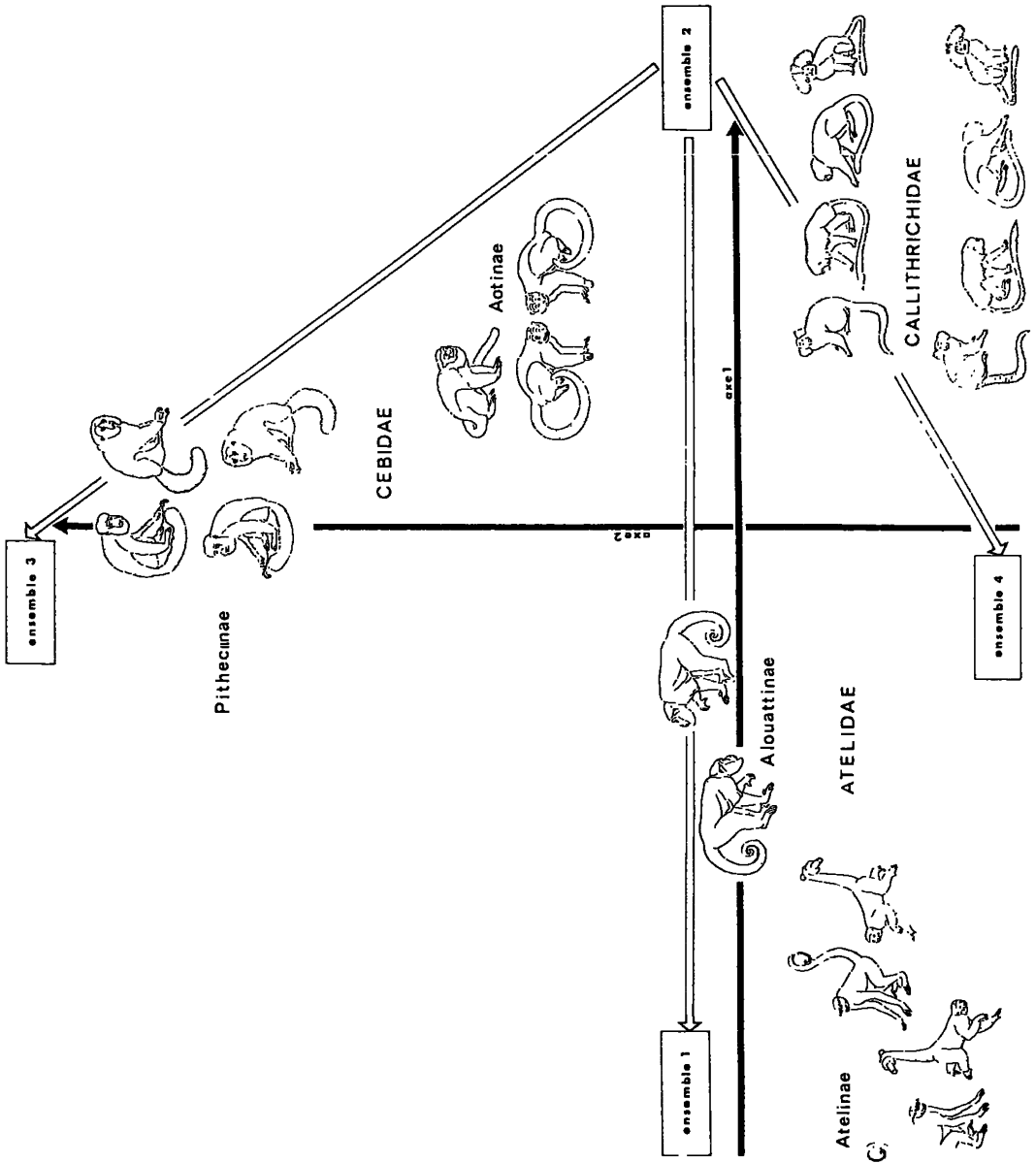
Cette interprétation est donnée par le schéma de la figure 7 sur lequel : - les flèches noires représentent les principales tendances évolutives concernant les caractères morphologiques des espèces parasites, - les flèches blanches

représentent les principales lignées évolutives que nous pensons pouvoir reconnaître parmi ces espèces, - les silhouettes des hôtes sont disposées par rapport aux flèches et dans une position d' autant plus éloignée du centre de la figure que la parasite (mâle ou femelle) qui lui correspond est morphologiquement plus évolué. On peut reconnaître cinq grands groupes morphologiques dans le genre *Trypanoxyuris* : - 1°, le groupe des parasites d'Atelidae étroitement corrélé avec les variables de l' ensemble 1 ; dans ce groupe les parasites d' Atelinae (*Ateles* et *Lagothrix*) sont plus évolués que le parasite d'Alouattinae (*Alouatta*) et pour chaque espèce la femelle est plus évoluée que le mâle, - 2°, le groupe des parasites de Pitheciinae (*Pithecia* et *Chiropotes*) et d'Aotinae (*Aotes* et *Callicebus*), corrélé avec les variables de l' ensemble 3 ; dans ce groupe : (i) les parasites de Pitheciinae sont les plus évolués, (ii) le parasite de *Callicebus* est morphologiquement plus proche de ces derniers que le parasite d'Aotes, (iii) le dimorphisme sexuel est relativement peu accentué, 3°, le groupe des parasites de Callithrichidae dans lequel les parasites mâles sont bien définis par les variables de l' ensemble 2 et les parasites femelles par la combinaison des variables des ensembles 2 et 4 ; dans ce groupe : (i) le dimorphisme sexuel est accentué et les parasites femelles sont plus évoluées que les mâles, (ii) les différences morphologiques entre les espèces sont peu marquées, 4°, le groupe des parasites de Cebinae (*Cebus* et *Saimiri*) étroitement corrélé avec les variables de l' ensemble 5 ; dans ce groupe : (i) les structures buccales sont restées à un stade relativement proche du type primitif hypothétique (ensemble 2), (ii) la vésicule céphalique s' est au contraire considérablement transformée, (iii) le dimorphisme sexuel est accentué et les parasites femelles sont plus évoluées que les mâles, 5°, le groupe des parasites de Sciuridae (*Sciurus* et *Glaucomys*) ; dans ce groupe : (i) les mâles et les femelles sont relativement mal représentés sur les axes 1, 2 et 3, (ii) le dimorphisme sexuel est très peu marqué, (iii) les parasites ont un grand nombre de caractères appartenant à l' ensemble 2, ce qui les rapproche des parasites mâles les plus primitifs.

3. 3. 2. comparaison des résultats de l' AFC avec les résultats de la CAH:

La figure 8 montre que l' on retrouve d' autant mieux dans la CAH les groupes d'espèces mis en évidence par l' AFC, que ceux-ci sont définis par des caractères évolués plus nombreux et (ou) plus rares. En effet : - la première dichotomie isole l' ensemble des parasites d' Atelidae chez lesquels la symétrie deux des structures buccales est presque complètement réalisée, - la deuxième dichotomie isole les parasites de Pitheciinae qui sont les plus évolués parmi les parasites ayant conservé la symétrie trois, - la troisième dichotomie isole les femelles des parasites de Cebinae dont la vésicule céphalique est considérablement transformée, - la quatrième dichotomie isole les femelles des parasites de Callithrichidae qui ont évolué vers un type de symétrie deux différent

et moins perfectionné que celui atteint par les parasites d' Atelidae, - les dichotomies les plus hautes de l' arbre sont occupées par les formes les plus



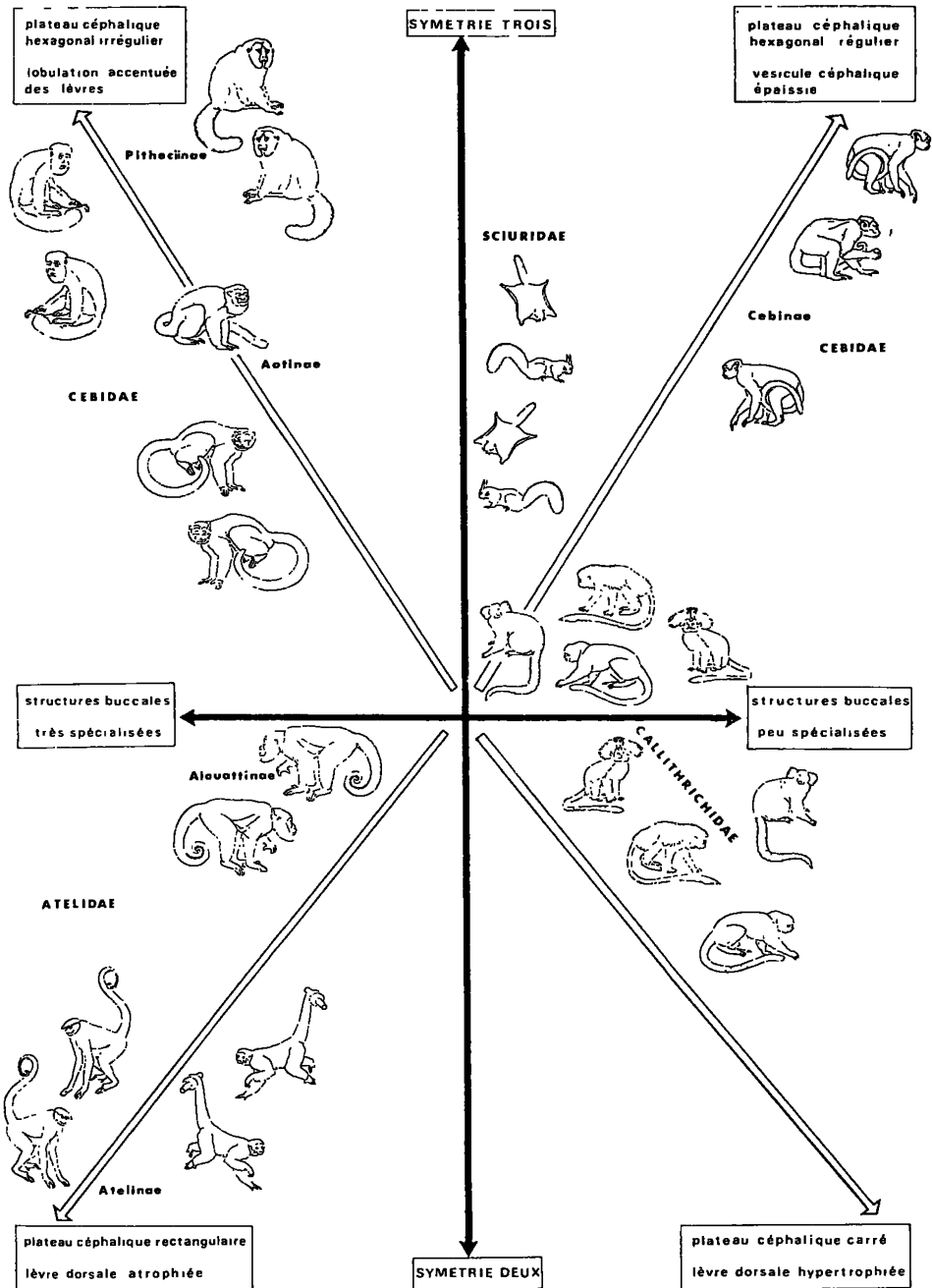


Figure 5 (ci-dessus). Interprétation de l' AFC dans le plan des axes 1 et 2 : - chaque espèce parasite (mâle ou femelle), est représentée par la silhouette du genre hôte qui lui correspond, - les silhouettes qui représentent les femelles sont en pointillés et regardent vers la droite de la figure, - les silhouettes qui représentent les mâles sont claires et regardent vers la gauche de la figure (voir les autres explications dans le texte).

Figure 7 (ci-contre). Interprétation combinée des facteurs 1, 2 et 3 de l' AFC : - chaque espèce parasite (mâle ou femelle), est représentée par la silhouette du genre hôte qui lui correspond, - les

silhouettes qui représentent les femelles sont en pointillés et regardent vers la droite de la figure, - les silhouettes qui représentent les mâles sont claires et regardent vers la gauche de la figure (voir les autres explications dans le texte).

primitives et on y trouve en particulier les parasites de Sciuridae et les mâles des parasites de Callithrichidae. Dans la CAH les espèces parasites (mâles et femelles), ont par conséquent tendance à se répartir selon un gradient de spécialisation progressivement croissant lorsque l'on se déplace des dichotomies les plus basses vers les dichotomies les plus hautes : la CAH tend à mettre en évidence les différences à l'intérieur des groupes, au contraire de l'AFC dans laquelle ce sont les analogies qui sont soulignées. La figure 8 le montre bien, sur laquelle les groupes les plus "fragiles" parmi ceux définis par l'AFC ont éclaté : en particulier celui qui associait les parasites de Pitheciinae avec les parasites d'Aotinae.

4. CONCLUSION : validation de l'hypothèse initiale:

4. 1. Conclusion concernant la morphologie des parasites et leur taxonomie:

L'Analyse des Données permet de distinguer cinq groupes morphologiques parmi les oxyures du genre Trypanoxyuris. Deux de ces groupes correspondent à des subdivisions taxonomiques déjà existantes, ce sont : - le groupe des parasites de singes callithrichidae rassemblés dans le sous-genre Hapaloxuyuris, le groupe des parasites de rongeurs sciuridae rassemblés dans le sous-genre Rodentoxuyuris. Les trois autres groupes correspondent aux parasites appartenant au sous-genre Trypanoxyuris s. s. Ce dernier n'est donc pas morphologiquement homogène. Les quatre groupes qui correspondent aux parasites de singes sont chacun caractérisé par une spécialisation originale de leurs structures céphaliques et peuvent être interprétés comme autant de petites lignées évolutives distinctes. Le groupe des parasites de rongeurs n'est caractérisé par aucune spécialisation originale de ces structures et peut être interprété comme le groupe morphologiquement le plus primitif. Dans chacun des quatre groupes parasites de singes on observe un dimorphisme sexuel, le plus souvent accentué, et par lequel les parasites femelles sont toujours plus évolués que les mâles leur correspondant. Dans chacun de ces groupes les parasites mâles sont donc les plus proches du type primitif qui pourrait être celui d'un hypothétique ancêtre commun à l'ensemble des formes.

4. 2. Conclusion concernant les relations hôtes - parasites:

Les groupes morphologiques que l'Analyse des Données permet de distinguer parmi les oxyures de singes platyrrhini correspondent de manière précise aux principales subdivisions taxonomiques du sous-ordre. Une répartition aussi particulière peut difficilement être interprétée autrement que comme l'aboutissement d'une histoire évolutive commune aux hôtes et aux parasites depuis leurs origines respectives. Si l'on considère alors les parasites comme des témoins des relations phylogénétiques à l'intérieur du groupe des

hôtes, ainsi que nous en avons fait l'hypothèse au début de ce travail, on peut faire les remarques suivantes:- (i) du point de vue de la parasitologie la famille des Cebidae constitue un ensemble hétérogène dans lequel deux groupes,

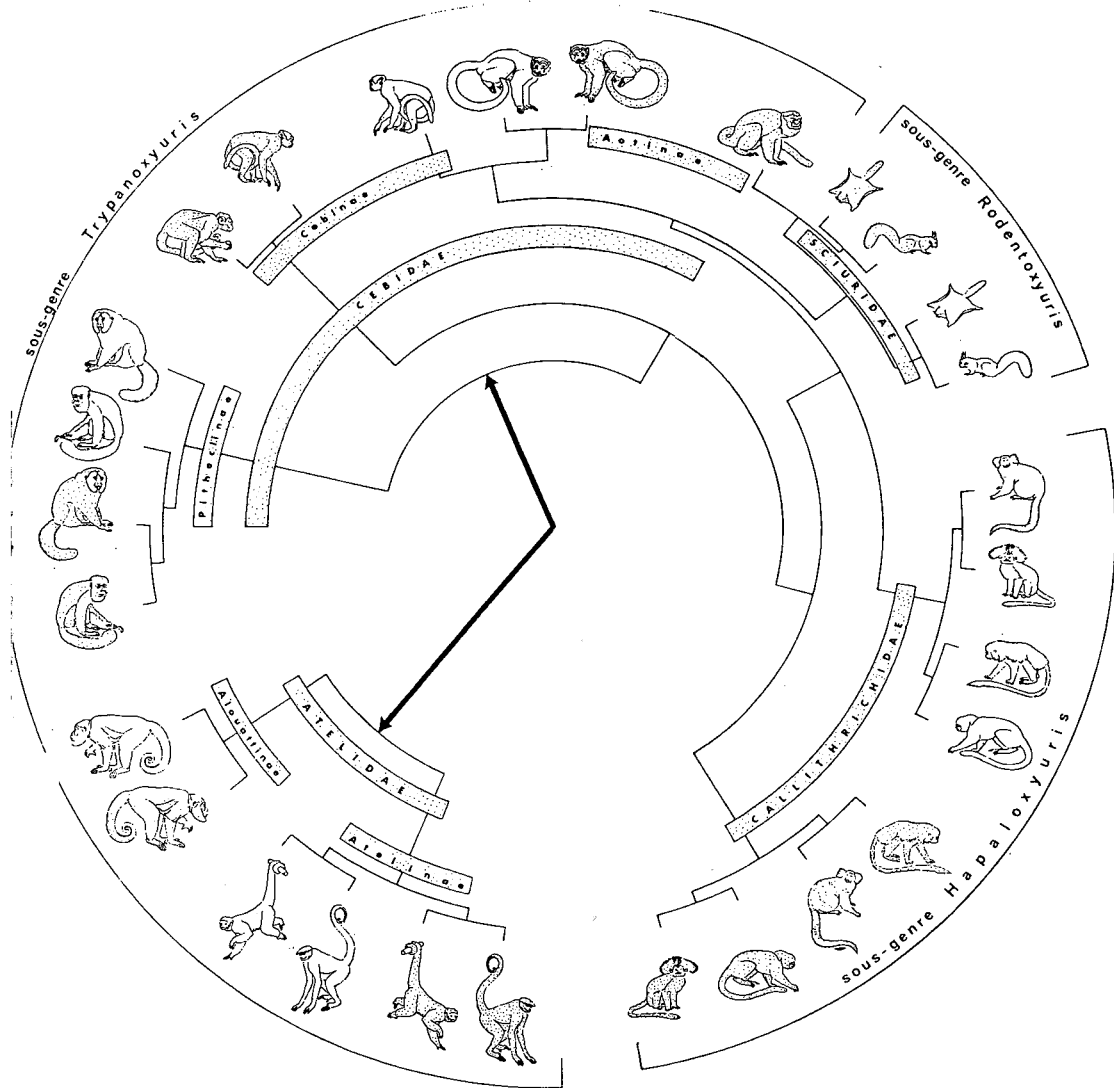


Figure 8. Représentation de la CAH : - chaque espèce parasite (mâle ou femelle), est représentée par la silhouette du genre hôte qui lui correspond, - les silhouettes qui représentent les femelles sont en pointillés et regardent vers la droite de la figure, - les silhouettes qui représentent les mâles sont claires et regardent vers la gauche de la figure (voir les autres explications dans le texte).

correspondant respectivement aux Pitheciinae et aux Cebinae , peuvent être clairement reconnus ; les formes restantes, c'est à dire les Aotinae, peuvent soit être associées dans un troisième groupe assez peu homogène, soit être incluse dans le même groupe que les Pitheciinae,- (ii) au contraire les familles des Atelidae d' une part et des Callithrichidae d' autre part, apparaissent comme des groupes particulièrement homogènes ; en outre, toujours du point de vue de la parasitologie, rien ne permet de distinguer le genre *Callimico* des autres *Callithrichidae*, alors que ce genre avait longtemps été isolé dans une famille distincte : les *Callimiconidae*.- (iii) s' il est difficile d' imaginer les circonstances paléogéographiques qui ont pu permettre un échange de parasites entre les Rongeurs *Sciuridae* et les Primates *Platyrrhini*, on peut néanmoins avancer que cet échange a probablement eu lieu avant la différenciation des *Platyrrhini* et de leurs oxyures spécifiques, puisque les parasites de *Sciuridae*, qui ont conservé un grand nombre de caractères primitifs, n' ont acquis aucun des caractères évolués que l' on peut observer chez les autres espèces du genre *Trypanoxyuris*.

4. 3. Conclusion concernant la méthode:

Les résultats obtenus sont pratiquement identiques lorsque l' on prend en considération : 1°, uniquement les descriptions des individus mâles, 2°, uniquement les descriptions des individus femelles, 3°, pour chaque espèce la description du mâle et celle de la femelle correspondante mises bout à bout, 4°, les descriptions des mâles et des femelles comme celles d' autant d' individus (ou d' espèces), indépendantes. La dernière variante présente toutefois sur les autres l' avantage de donner une représentation du dimorphisme sexuel. L' analyse factorielle des correspondances (AFC) donne de la répartition des espèces dans les différents groupes, une représentation plus détaillée et plus nuancée que la classification ascendante hiérarchique (CAH) . Dans la classification les individus tendent à s' agréger d' abord en fonction des variables les plus rares, c' est à dire de celles qui traduisent une spécialisation morphologique plus originale et (ou) plus marquée.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES:

Les références concernant strictement la systématique des parasites ont été données en détail dans Hugot (1984 a et b - 1985) et Hugot et Vaucher (1985). Elles ne seront donc pas répétées ici.

CAMERON, T.W.M., 1929 - The species of *Enterobius* Leach in Primates. J. Helminth., 7 : 161-182.

HOFFSTETTER, R., 1982 - Les Primates Simiiformes (= Anthropeidea).(Compréhension, Phylogénie, Histoire biogéographique). Annales de Paléontologie, 68, (3) : 241-290.

HONACKI, J.H., K.E. KINMAN et J.W. KOEPPL, 1982 - Mammal species of the World. A taxonomic and geographic reference. Allen Press, Inc., and Ass. of Syst. Coll., Lawrence, Kansas, U.S.A. 694 p.

HUGOT, J. P., 1984 a - Sur le genre *Trypanoxyuris* (Oxyuridae, Nematoda). I. Parasites de Sciuridae : sous-genre *Rodentoxyuris*. Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., 6, section A, (3) : 711-720

HUGOT, J. P., 1984 b - Sur le genre *Trypanoxyuris* (Oxyuridae, Nematoda). II. Sous-genre *Hapaloxuris* parasite de Primates Callitrichidae. Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., 6, section A, (4) : 1007-1019

HUGOT, J. P., 1985 - Sur le genre *Trypanoxyuris* (Oxyuridae, Nematoda). III. Sous-genre *Trypanoxyuris* parasite de Primates Cebidae et Atelidae. Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., 7, section A, (1) : 131-155

HUGOT, J. P., 1986 - Les Syphaciinae (Oxyuridae, Nematoda), parasites de Rongeurs et de Lagomorphes. Etude morphologique. Taxonomie numérique et Zoogéographie. Interprétation cladistique de l'évolution. Th. Doc. Sc., Paris

HUGOT, J.P. et C. VAUCHER, 1985 - Sur le genre *Trypanoxyuris* (Oxyuridae, Nematoda). IV. Sous-genre *Trypanoxyuris* parasite de Primates Cebidae et Atelidae (suite). Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., 7, section A, (3) : 633-636

INGLIS, W. G., 1961 - The Oxyurids parasites (Nematoda) of Primates. Proc. zool. Soc. Lond., 136 (1) : 103 - 122

INGLIS, W. G. et G. E. COSGROVE, 1965 - The pin-worms parasites (Nematoda : Oxyuridae) of the Hapalidae (Mammalia : Primates). Parasitology, 55 : 731 - 737

INGLIS, W. G. et C. DIAZ - UNGRIA, 1960 - Nematodes parasitos de vertebrados venezolanis. I. Una revision del genero *Trypanoxyuris* (Ascaridata : Oxyuridae). Mems. Soc. Cienc. nat. "La Salle", 54 (19) : 176 - 212

QUENTIN, J.C., 1971 - Morphologie comparée des structures céphaliques et génitales des oxyures du genre *Syphacia*. Ann. Parasit. Hum. Comp., 46 (1) : 15-60

QUENTIN, J.C., 1973 - Les Oxyurinae de Rongeurs. Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 3e sér., 167, Zool., 112 : 1045-1096