

Classification

LA CLASSIFICATION GÉNÉRALE DES PLATHELMINTHES PARASITES : CHANGEMENTS RÉCENTS ET UTILISATION DES CARACTÈRES ULTRASTRUCTURAUX, EN PARTICULIER DES SPERMATOZOÏDES

par

Jean-Lou JUSTINE

La classification des Plathelminthes parasites (= Aspidogastrea, Digenea, Monogenea, Amphilinidea, Gyrocotylidea et Eucestoda) a beaucoup changé depuis vingt ans, du fait de l'utilisation de la méthode cladistique et de l'apport de nouveaux caractères, en particulier ultrastructuraux. Parmi ces caractères ultrastructuraux, ceux des spermatozoïdes sont particulièrement nombreux et informatifs, du fait de la grande variabilité des gamètes mâles chez les Plathelminthes. La classification cladistique des Plathelminthes est présentée. Des exemples de synapomorphies ultrastructurales du spermatozoïde sont donnés pour les Trepaxonemata, les Temnocephalidea, les Eucestoda et les Cyclophyllidea.

The general classification of parasitic Platyhelminthes: recent changes, and the use of ultrastructural characters, particularly those of spermatozoa

The classification of parasitic Platyhelminthes (= Aspidogastrea, Digenea, Monogenea, Amphilinidea, Gyrocotylidea and Eucestoda) has greatly changed in the past twenty years, because of the use of the cladistic method and of the description of new characters, particularly those dealing with ultrastructure. Among these new characters, spermatozoal characters are especially numerous and informative, because of the great variability of male gametes in the Platyhelminthes. The cladistic classification of the Platyhelminthes is presented. Examples of synapomorphies defined upon spermatozoal ultrastructure are given for the Trepaxonemata, the Temnocephalidea, the Eucestoda, and the Cyclophyllidea.

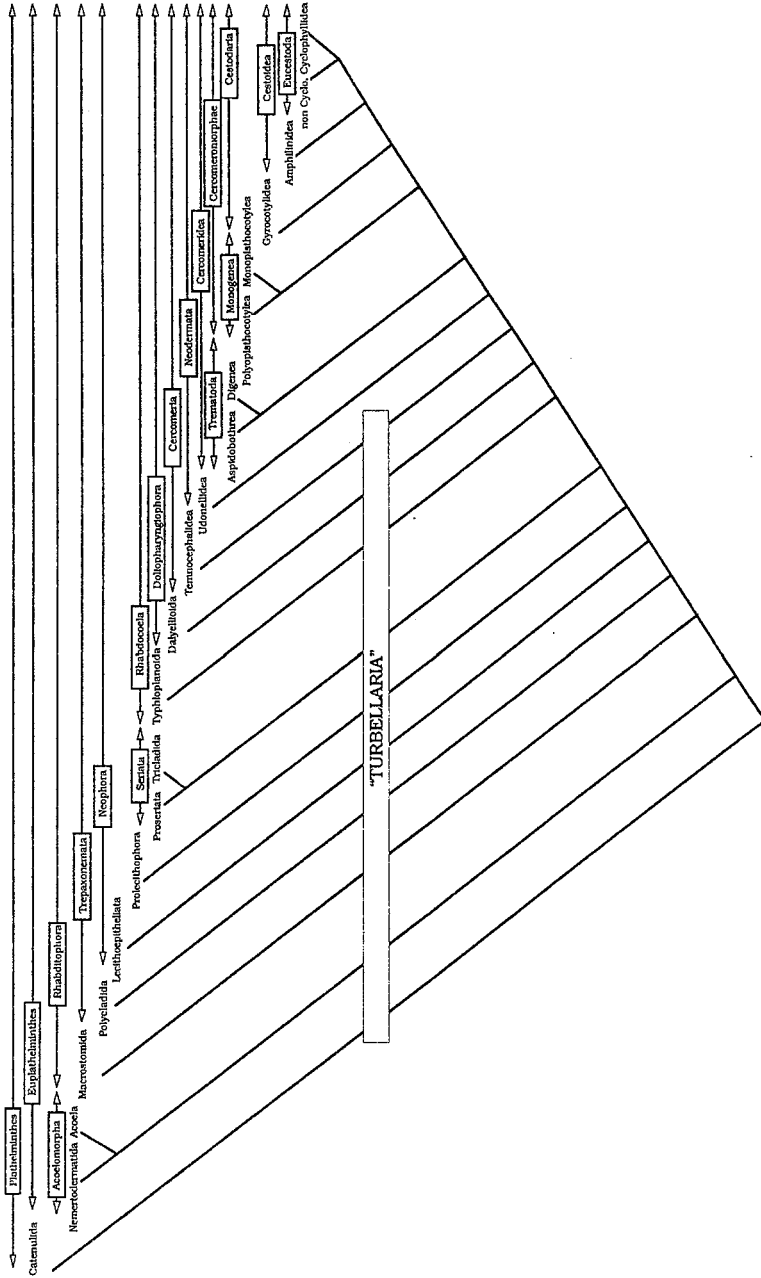


Figure 1
Phylogénie des Plathelminthes.
D'après l'arbre construit par JUSTINE (1991) à partir des arbres proposés par EHLERS et BROOKS. (BROOKS *et al.*, 1985; BROOKS, 1989a,b,c; BROOKS & MCLENNAN, 1993a; EHLERS, 1984, 1985a,b, 1986).

La classification des Plathelminthes parasites

Introduction

Le sujet des 100èmes journées annuelles de la Société Zoologique de France "l'évolution de la classification des catégories supérieures en zoologie depuis vingt ans" est une bonne occasion pour essayer de résumer en quelques pages les profonds changements qui ont affecté la classification des Plathelminthes au cours des dernières années. Quelques catégories traditionnellement reconnues, telles que les Turbellariés, ne sont plus usitées. Par rapport à la classification du *Traité de Zoologie* (GRASSÉ, 1961) les usages actuels sont très différents et il peut être difficile pour le naturaliste de voir clair dans les différentes phylogénies actuellement proposées.

Cet article comprend deux parties: d'abord un rappel de la classification moderne de l'ensemble des Plathelminthes, en particulier des Plathelminthes parasites, et de ses critiques, et ensuite quelques exemples de synapomorphies (caractères évolués) concernant l'ultrastructure des spermatozoïdes et qui sont, pour partie, à l'origine de ces classifications.

Platyhelminthes ou Plathelminthes ?

L'embranchement des Plathelminthes est un cas tout à fait original en nomenclature zoologique. Le nom n'a pas de terminaison latine en "a" comme la plupart des embranchements. De surcroît, il existe deux noms: "Platyhelminthes" est utilisé de manière constante en Anglais, "Plathelminthes" est utilisé en Français, en Allemand et d'autres langues, et dans quelques articles en Anglais. Le terme "Platyhelminthes" a pour lui une étymologie correcte, mais "Plathelminthes" est plus ancien (1873 au lieu de 1887) et devrait donc bénéficier du principe de priorité. Lors d'un récent Congrès, les participants ont admis que les deux noms puissent être employés (EHLERS & SOPOTT-EHLERS, 1995). Dans cet article, l'usage français, "Plathelminthes", est donc conservé.

Classification générale des Plathelminthes

Ehlers a été le premier, en 1984, à proposer une classification générale des Plathelminthes (EHLERS, 1984, 1985a,b, 1986). Cette classification repose sur l'utilisation de la méthode cladistique. Pour nommer les grands groupes monophylétiques, EHLERS a proposé soit des noms déjà utilisés par les classifications traditionnelles, soit des noms nouveaux (Rhabditophora, Trepaxonemata, Doliopharyngiophora, Neodermata). Ce travail a été complété ensuite par des précisions concernant les Prolecithophora (EHLERS, 1988) et les Acoela (EHLERS, 1992). Des précisions concernant certaines synapomorphies ont été apportées par JUSTINE (1991). Cette phylogénie est représentée en Fig. 1.

Classification des Plathelminthes parasites

BROOKS, de manière presque simultanée à EHLERS, a publié une phylogénie restreinte aux taxons parasites (BROOKS *et al.*, 1985), basée sur son travail préliminaire antérieur (BROOKS, 1982), et qui coïncide parfaitement avec la classification

générale de EHLERS. Cette classification a ensuite été reprise et commentée dans divers articles du même auteur (BROOKS, 1989a,b,c; BROOKS & MCLENNAN, 1993a). Elle est présentée en Fig. 2.

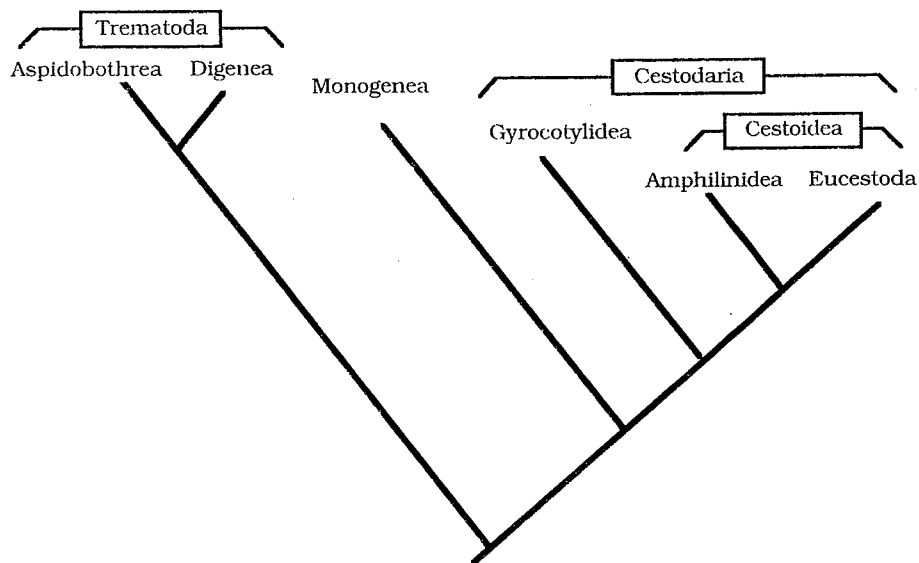


Figure 2

Phylogénie des groupes majeurs de Plathelminthes parasites.
Cet arbre est extrait de l'arbre de la Figure 1, pour montrer les relations phylogénétiques entre les groupes majeurs de Plathelminthes parasites.

Les critiques

La monophylie des Plathelminthes est généralement admise (voir néanmoins SMITH *et al.*, 1986) mais quelques études récentes de systématique moléculaire, en confirmant la monophylie des Plathelminthes parasites, excluent les groupes les plus primitifs (CARRANZA *et al.*, 1997). La classification de BROOKS a fait l'objet de critiques concernant principalement les homologies des caractères, en particulier l'homologie de l'appareil d'attachement, la cercomère (LEBEDEV, 1987; ROHDE & WATSON, 1995). ROHDE a produit d'autres phylogénies, basées en particulier sur une série de caractères incluant des caractères ultrastructuraux des protonéphridies (ROHDE, 1990), et plus récemment, sur des données de systématique moléculaire (ROHDE *et al.*, 1993, 1995). Enfin, il a discuté (ROHDE, 1996) la valeur des interprétations de BROOKS & MCLENNAN (1993a) concernant la taille relative des groupes majeurs de parasites. Le débat est toujours ouvert, mais le lecteur intéressé par la phylogénie des grands groupes de Plathelminthes notera que les critiques de ROHDE concernent principalement la place des Temnocephalidea et des Udonellidea, qui comprennent un petit nombre d'espèces.

La classification des Plathelminthes parasites

Apports des caractères ultrastructuraux à la définition de synapomorphies pour les grands groupes

Les caractères ultrastructuraux, par définition, sont un apport récent puisqu'ils dépendent de l'utilisation du microscope électronique, qui n'est vraiment répandue que depuis les années soixante-dix. Chez les Plathelminthes, qui sont petits, mous, sans fossiles, les observations ultrastructurales ont réellement multiplié le nombre de caractères mis à la disposition des chercheurs. La plupart de ces caractères étaient insoupçonnables par l'utilisation du microscope optique. Quelques exemples sont donnés ci-après.

Les Trepaxonemata

Le taxon Trepaxonemata a été décrit par EHLERS en 1984 (EHLERS, 1984, 1985a,b, 1986). Le nom signifie "axonème torsadé" et fait référence à la structure du corps central de l'axonème 9+"1" du spermatozoïde, en particulier en vue latérale. Ceci est le premier cas historique de taxon majeur de métazoaires défini sur un caractère ultrastructural du spermatozoïde. La première description de l'axonème d'un spermatozoïde de Plathelminthe date du début des années soixante (SHAPIRO *et al.*, 1961) et elle a été suivie de nombreuses autres (références dans JUSTINE, 1991, 1995; WATSON & ROHDE, 1995). La structure 9+"1" est tout à fait particulière et n'est retrouvée dans aucun autre embranchement. Dans l'immense majorité des cellules de métazoaires ou de protozoaires, les cils et flagelles possèdent la structure universelle 9+2 (Fig. 3). Il est intéressant de remarquer que les cils somatiques des Trepaxonemata (cils de l'épiderme, des voies génitales, des protonéphridies) sont du type 9+2; il y a donc coexistence de deux systèmes différents dans le même organisme. Des études récentes par immunocytochimie ultrastructurale ont montré que le corps central du 9+"1" n'est pas composé de tubuline (IOMINI *et al.*, 1995), ce qui renforce le caractère exceptionnel de cette structure.

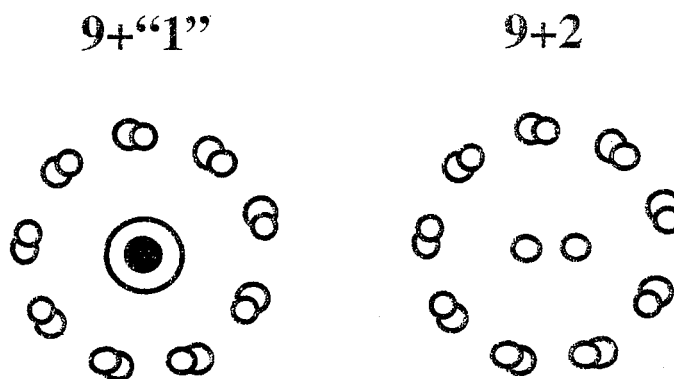


Figure 3

Axonèmes 9+"1" et 9+2, coupe transversale

Les axonèmes 9+2 sont quasi-universels dans les cellules flagellées des protozoaires et des métazoaires, y compris en particulier les spermatozoïdes. Les axonèmes 9+"1" existent seulement dans les spermatozoïdes des Trepaxonemata, qui néanmoins possèdent des axonèmes 9+2 dans les cellules non germinales. Le cylindre central de l'axonème 9+"1" ne contient pas de tubuline, protéine principale des microtubules.

Les Temnocephalidea

Les Temnocephalidea constituent un petit groupe de Plathelminthes à la limite du parasitisme. Ils se trouvent à la surface du corps ou dans la cavité palléale de Crustacés, sur la surface de Tortues, ou dans la cavité palléale de Mollusques (BAER, 1961). Une seule synapomorphie avait été proposée pour les Temnocephalidea par BROOKS (1989a): la présence de tentacules. Cette synapomorphie posait problème pour *Didymorchis*, qui n'a pas de tentacules. Une nouvelle synapomorphie, basée sur un caractère strictement ultrastructural, a été proposée (JUSTINE, 1991 ; JUSTINE *et al.*, 1987) : la présence dans le spermatozoïde d'une couche de microtubules longitudinaux formant une spirale en coupe transversale. Les deux synapomorphies sont maintenant admises dans la révision de BROOKS & MCLENNAN (1993a,b). Les Scutariellidae ne possèdent pas cette synapomorphie (IOMINI *et al.*, 1994), ce qui met en doute leur appartenance aux Temnocephalidea.

Les Eucestoda

Les Eucestoda sont caractérisés, à côté de plusieurs autres synapomorphies, par une synapomorphie ultrastructurale: l'absence de mitochondrie dans le spermatozoïde (BROOKS, 1989a ; EHLERS, 1985a ; JUSTINE, 1991). Cette synapomorphie sépare les Cestodes de l'ensemble de tous les autres Plathelminthes, et marque bien la différence entre les Eucestodes (Cestodes vrais) et les Amphilinidea et Gyrocotylidea (anciens "Cestodaires") qui ont, eux, une mitochondrie dans le spermatozoïde. Une analyse récente de la phylogénie des grands groupes de Cestodes tient compte à la fois des caractères morphologiques traditionnels et des caractères ultrastructuraux des spermatozoïdes (HOBERG *et al.*, 1997).

Les Cyclophyllidea

Les Eucestoda Cyclophyllidea sont caractérisés, à côté de plusieurs autres synapomorphies, par une synapomorphie ultrastructurale: la torsion des microtubules longitudinaux. Cette caractéristique a été retrouvée chez tous les Cyclophyllidea dont le spermatozoïde a été décrit (JUSTINE, 1991). Récemment, la même caractéristique a été trouvée chez *Tetrabothrius* (STOITSOVA *et al.*, 1995) ce qui a provoqué de nouveaux débats sur la position phylogénétique des Tetrabothriidea (HOBERG *et al.*, 1997).

Voies de recherches pour la définition de nouvelles synapomorphies

Des études ultrastructurales supplémentaires sont toujours nécessaires pour la définition de nouvelles synapomorphies, ou la précision de certaines d'entre elles, bien que le nombre d'études ultrastructurales soit déjà très important dans certains groupes (JUSTINE, 1993; TYLER *et al.*, 1986). En ce qui concerne les spermatozoïdes, les études ultrastructurales ont montré leurs limites pour la caractérisation de données apparemment simples, comme la longueur relative des axonèmes ou la position du noyau: ces données sont difficiles à évaluer à partir de coupes transversales, même sériées. La mise en évidence de la tubuline par immunofluorescence indirecte et l'emploi de marqueurs fluorescents de l'ADN répondent de manière élégante et rapide à cette question

La classification des Plathelminthes parasites

(IOMINI & JUSTINE, 1997; IOMINI *et al.*, 1995, 1997; RAIKOVA *et al.*, 1997a,b). Ces nouvelles techniques devraient permettre la caractérisation de caractères supplémentaires, utiles pour la compréhension de la phylogénie des Plathelminthes.

La systématique moléculaire, par analyse des séquences d'ADN, a déjà fourni des données utiles (BLAIR, 1993; BARKER *et al.*, 1993; BARKER & BLAIR, 1996; CARRANZA *et al.*, 1997; CUNNINGHAM *et al.*, 1995; KATAYAMA *et al.*, 1996; KRÁL'OVA *et al.*, 1997; ROHDE *et al.*, 1993, 1995) et les études ultérieures contribueront certainement à améliorer notre compréhension de l'évolution des Plathelminthes.

Remerciements

Ce travail a bénéficié d'un BQR du Muséum ("Immunocytochimie des spermatozoïdes et phylogénie des Plathelminthes et Nématodes") et d'un financement de la Communauté Européenne (INTAS n° 93-2176, "Ultrastructure and immunocytochemistry of the cytoskeleton of spermatozoa, eggs and fertilization in selected invertebrates species, for the understanding of phylogeny").

Laboratoire de Biologie Parasitaire, Protistologie, Helminthologie
Muséum National d'Histoire Naturelle,
61, rue Buffon, F-75231 Paris Cedex 05, France. E-mail: justine@mnhn.fr

RÉFÉRENCES

- BAER, J.-G. (1961).- Classe des Temnocéphales. In P.-P. Grassé (Ed.), *Traité de Zoologie, Tome 4, Premier fascicule (Plathelminthes, Mésozoaires, Acanthocéphales, Némertiens)*. Masson, Paris, pp. 213-241.
- BARKER, S.C. & BLAIR, D. (1996).- Molecular phylogeny of *Schistosoma* species supports traditional groupings within the genus. *J. Parasitol.*, **82**, 292-298.
- BARKER, S.C., BLAIR, D., GARRETT, A.R. & CRIBB, T.H. (1993).- Utility of the D1 domain of nuclear 28S rDNA for phylogenetic inference in the Digenea. *Syst. Parasitol.*, **26**, 181-188.
- BLAIR, D. (1993).- The phylogenetic position of the Aspidobothrea within the parasitic flatworms inferred from ribosomal RNA sequence data. *Int. J. Parasitol.*, **23**, 169-178.
- BROOKS, D.R. (1982).- Higher level classification of parasitic Platyhelminthes and fundamentals of cestode classification. In D.F. Mettrick & S.S. Desser (Eds), *Parasites - their world and ours*. Elsevier, Amsterdam, pp. 189-193.
- BROOKS, D.R. (1989a).- A summary of the database pertaining to the phylogeny of the major groups of the parasitic plathelminths, with a revised classification. *Can. J. Zool.*, **67**, 714-720.
- BROOKS, D.R. (1989b).- Erratum: A summary of the database pertaining to the phylogeny of the major groups of parasitic plathelminths, with a revised classification. *Can. J. Zool.*, **67**, 2607-2608.
- BROOKS, D.R. (1989c).- The phylogeny of the Cercomeria (Platyhelminthes: Rhabdocoela) and general evolutionary principles. *J. Parasitol.*, **75**, 606-616.
- BROOKS, D.R. & MCLENNAN, D.A. (1993a).- Macroevolutionary patterns of morphological diversification among parasitic flatworms (Platyhelminthes: Cercomeria). *Evolution*, **47**, 495-509.
- BROOKS, D.R. & MCLENNAN, D.A. (1993b).- *Parascript - Parasites and the language of evolution*. Smithsonian Institution Press, Washington.

Bulletin de la Société zoologique de France 122 (3)

- BROOKS, D.R., O'GRADY, R.T. & GLEN, D.R. (1985).- The phylogeny of the Cercomeria Brooks, 1982 (Platyhelminthes). *Proc. Helminthol. Soc. Wash.*, **52**, 1-20.
- CARRANZA, S., BAGUÑA, J. & RIUTORT, M. (1997).- Are the Platyhelminthes a monophyletic primitive group? An assessment using 18s rDNA sequences. *Mol. Biol. Evol.*, **14**, 485-497.
- CUNNINGHAM, C.O., MCGILLIVRAY, D.M. & MACKENZIE, K. (1995).- Phylogenetic analysis of *Gyrodactylus salaris* Malmberg, 1957 based on the small subunit (18S) ribosomal gene. *Mol. Bioch. Parasitol.*, **71**, 139-142.
- EHLERS, U. (1984).- Phylogenetisches System der Plathelminthes. *Verh. Naturwiss. Ver. Hamburg (NF)*, **27**, 291-294.
- EHLERS, U. (1985a).- Das Phylogenetische System der Plathelminthes. G. Fischer, Stuttgart.
- EHLERS, U. (1985b).- Phylogenetic relationships within the Platyhelminthes. In S. Conway Morris, J.D. George, R. Gibson & H.M. Platt (Eds), *The Origins and relationships of lower invertebrates*. Oxford University press, Oxford, pp. 143-158.
- EHLERS, U. (1986).- Comments on a phylogenetic system of the Platyhelminthes. *Hydrobiologia*, **132**, 1-12.
- EHLERS, U. (1988).- The Prolecithophora - a monophyletic taxon of the Platyhelminthes? *Fortschr. Zool.*, **36**, 359-365.
- EHLERS, U. (1992).- On the fine structure of *Paratomella rubra* Riger & Ott (Acoela) and the position of the taxon *Paratomella* Dörjes in a phylogenetic system of the Acoelomorpha (Plathelminthes). *Microfauna Mar.*, **7**, 265-293.
- EHLERS, U. & SOPOTT-EHLERS, B. (1995).- Plathelminthes or Platyhelminthes? *Hydrobiologia*, **305**, 1-2.
- GRASSÉ, P.-P. (1961).- *Traité de Zoologie. Anatomie, Systématique, Biologie*. Tome IV, Fascicule 1: Plathelminthes, Mésozoaires, Acanthocéphales, Némeriens. Masson, Paris.
- HOBERG, E.P., MARIAUX, J., JUSTINE, J.-L., BROOKS, D.R. & WEEKES, P.J. (1997).- Phylogeny of the orders of the Eucestoda (Cercomeromorphae) based on comparative morphology: historical perspectives and a new working hypothesis. *J. Parasitol.*, sous presse.
- IOMINI, C., FERRAGUTI, M., MELONE, G. & JUSTINE, J.L. (1994).- Spermiogenesis in a scutariellid (Platyhelminthes). *Acta Zool. (Stockh.)*, **75**, 287-295.
- IOMINI, C. & JUSTINE, J.-L. (1997).- Spermiogenesis and spermatozoon of *Echinostoma caproni* (Platyhelminthes, Digenea): transmission and scanning electron microscopy, and tubulin immunocytochemistry. *Tissue & Cell*, **29**, 107-118.
- IOMINI, C., MOLLARET, I., ALBARET, J.-L. & JUSTINE, J.-L. (1997).- Spermatozoon and spermiogenesis in *Mesocoelium monas* (Platyhelminthes, Digenea): ultrastructure and epifluorescence microscopy of labelling of tubulin and nucleus. *Fol. Parasitol.*, **44**, 26-32.
- IOMINI, C., RAIKOVA, O., NOURY-SRAÏRI, N. & JUSTINE, J.-L. (1995).- Immunocytochemistry of tubulin in spermatozoa of Platyhelminthes. In B.G.M. Jamieson, J. Ausio & J.-L. Justine (Eds), *Advances in spermatozoal phylogeny and taxonomy. Mém. Mus. Natn. Hist. Nat.*, **166**, 97-104.
- JUSTINE, J.-L. (1991).- Phylogeny of parasitic Platyhelminthes: a critical study of synapomorphies proposed on the basis of the ultrastructure of spermiogenesis and spermatozoa. *Can. J. Zool.*, **69**, 1421-1440.
- JUSTINE, J.-L. (1993).- Ultrastructure of the Monogenea: lists of investigated species and organs. *Bull. Fr. Pêche Piscic.*, **328**, 156-188.
- JUSTINE, J.-L. (1995).- Spermatozoal ultrastructure and phylogeny of the parasitic Platyhelminthes. In B.G.M. Jamieson, J. Ausio & J.-L. Justine (Eds), *Advances in spermatozoal phylogeny and taxonomy. Mém. Mus. Natn. Hist. Nat.*, **166**, 55-86.
- JUSTINE, J.-L., PONCE DE LEÓN, R. & MATTEI, X. (1987).- Ultrastructural observations on the spermatozoa of two Temnocephalids (Platyhelminthes). *Acta Zool. (Stockh.)*, **68**, 1-7.
- KATAYAMA, T., NISHIOKA, M. & YAMAMOTO, M. (1996).- Phylogenetic relationships among turbellarian orders inferred from 18S rDNA sequences. *Zool. Sci.*, **13**, 747-756.

La classification des Plathelminthes parasites

- KRÁL'OVA, I., VAN DE PEER, Y., JIRKU, M., VAN RANST, M., SCHOLZ, T. & LUKES, J. (1997).- Phylogenetic analysis of a fish tapeworm, *Proteocephalus exiguus*, based on the small subunit rRNA gene. *Mol. Biochem. Parasitol.*, **84**, 263-266.
- LEBEDEV, B.I. (1987).- Is the trematode acetabulum a cercomer? (About one platyhelminth's classification). *J. Parasitol.*, **73**, 1250-1251.
- RAIKOVA, O.I., FALLENI, A. & JUSTINE, J.-L. (1997a).- Spermiogenesis in *Paratomella rubra* (Platyhelminthes, Acoela): ultrastructural, immunocytochemical, cytochemical studies and phylogenetic implications. *Acta Zool. (Stockh.)*, sous presse.
- RAIKOVA, O.I., FLYATCHINSKAYA, L.P. & JUSTINE, J.-L. (1997b).- Acoel spermatozoa: ultrastructure and immunocytochemistry of tubulin. *Hydrobiologia*, soumis.
- ROHDE, K. (1990).- Phylogeny of Platyhelminthes, with special reference to parasitic groups. *Int. J. Parasitol.*, **20**, 979-1007.
- ROHDE, K. (1996).- Robust phylogenies and adaptative radiations: a critical examination of methods used to identify key innovations. *Am. Natur.*, **148**, 481-500.
- ROHDE, K., HEFFORD, C., ELLIS, J.T., BAVERSTOCK, P.R., JOHNSON, A.M., WATSON, N.A. & DITTMANN, S. (1993).- Contributions to the phylogeny of Platyhelminthes based on partial sequencing of 18s ribosomal DNA. *Int. J. Parasitol.*, **23**, 705-724.
- ROHDE, K., JOHNSON, A.M., BAVERSTOCK, P.R. & WATSON, N.A. (1995).- Aspects of the phylogeny of Platyhelminthes based on 18S ribosomal DNA and protonephridial ultrastructure. *Hydrobiologia*, **305**, 27-35.
- ROHDE, K. & WATSON, N.A. (1995).- Comparative ultrastructural study of the posterior suckers of four species of symbiotic Platyhelminthes, *Temnocephala* sp. (Temnocephalida), *Udonella caligorum* (Udonellidea), *Anoplodiscus cirrusspiralis* (Monogenea, Monopisthocotylea), and *Philophthalmus* sp. (Trematoda: Digenea). *Folia Parasitol.*, **42**, 11-28.
- SHAPIRO, J.E., HERSHENOV, B.R. & TULLOCH, G.S. (1961).- The fine structure of *Haematoloechus* spermatozoan tail. *J. Biophys. Biochem. Cytol.*, **9**, 211-217.
- SMITH, J.P.S., TYLER, S. & RIEGER, R.M. (1986).- Is the Turbellaria polyphyletic? *Hydrobiologia*, **132**, 13-21.
- STOITSOVA, S.R., GEORGIEV, B.B. & DACHEVA, R.B. (1995).- Ultrastructure of spermiogenesis and the mature spermatozoon of *Tetrabothrius erostris* Loennberg, 1896 (Cestoda, Tetrabothriidae). *Int. J. Parasitol.*, **25**, 1427-1436.
- TYLER, S., SMITH, J.P.S.I., RIEGER, R.M., EHLERS, U. & GREMIGNI, V. (1986).- Electron microscopy of turbellarian platyhelminths: a bibliography. *Hydrobiologia*, **132**, 323-343.
- WATSON, N. & ROHDE, K. (1995).- Sperm and spermiogenesis in the "Turbellaria" and implications for the phylogeny of the Phylum Platyhelminthes. In B.G.M. Jamieson, J. Ausio & J.-L. Justine (Eds), Advances in spermatozoal phylogeny and taxonomy. *Mém. Mus. Natn. Hist. Nat.*, **166**, 37-54.