Phylogénèse et Systématique

Le Phylum des *Pentastomida*

par R.-M. NICOLI

« Les Pentastomides sont aux Arthropodes
ce que sont les Cestodes aux Plathelminthes,
un clade hautement spécialisé. »

Il n'existe guère de groupes zoologiques aussi énigmatiques que les Pentastomides. Aussi, les premiers naturalistes n'ont-ils pas su où les classer et on a vu tour à tour ces êtres dans les Cestodes, les Acanthocéphales, les Hirudinées, les Nématodes, les Crustacés, les Arachnides... Ce sont ces multiples hésitations, avancées et reculs, que nous croyons utile tout d'abord de relever. Puis, dans un second chapitre, nous résumerons les connaissances systématiques actuelles sur ce groupe en établissant un certain nombre de tableaux synoptiques. Enfin, nous évoquerons, en achevant, le problème phylogénétique lui-même et tenterons une synthèse originale.

1. Historique

Il semble bien que les Pentastomides soient connus depuis longtemps. Avant J. A. Frölich (1789), traditionnellement regardé comme le premier descripteur d'un Linguatulide, d'autres auteurs avaient signalé ces parasites, tel Wrisberg, 1765, Chabert, 1767 qui décrit un « ver » du sinus frontal du cheval sous le nom de *Ténia lancéolé*, que nous rapportons sans peine au genre *Linguatula*.

En 1789, simultanément, deux auteurs signalent le même parasite sous sa forme larvaire : J. A. Frölich dans le poumon d'un lièvre sous le nom qui restera de *Linguatula serrata*, Abildgaard à la surface du foie d'un bouc au Danemark sous le nom de *Taenia caprina* et, en 1789 également, Meyer décrit la forme adulte de la même espèce (*Taenia rhinaria*).

En 1799, A. de Humboldt fait connaître un parasite d'un serpent, le crotale à sonnette américain (*Crotalus adamanteus* Palisot de Beauvois, 1799 = *Crotalus durissus* G.-A. Boulenger, 1896). C'est l'*Echinorhynchus crotali* que quelques pages plus loin,

dans le même ouvrage, il considère comme un Distome *Distoma crotali* et pour lequel il fondera en 1809 le genre *Porocephalus*.

En 1800, Gmelin reprend le nom de *Taenia caprina*. En 1802, Pilger redécrit l'adulte de *Linguatula serrata* sous le nom de *Taenia rhinaria*. Puis, en 1803, Zeder distingue abusivement deux genres, le genre *Halysis* pour *Taenia caprina* et *Linguatula serrata* et le genre *Polystoma* pour *Taenia rhinaria*. En 1805, Rudolphi rapporte les espèces connues au genre *Cochlus* bien vite abandonné. Evidemment, les naturalistes de l'époque ignoraient totalement la nature d'un cycle parasitaire (1). Cette confusion, en 1808-1809, Rudolphi la maintient en créant le genre *Prionoderma* pour le Ténia lancéolé et dans la même publication, un peu plus loin, le genre *Polystoma* pour le *Taenia rhinaria* (*Polystoma taenioïdes*).

En 1811, Bosc décrit sous le nom de *Tetragalus caviae* un Pentastomide trouvé par Le Gallois dans le poumon d'un cochon d'Inde. C'est cette même espèce que Rudolphi en 1819 désignera sous le nom de *Pentastoma emarginatum* (il s'agit en fait de la forme larvaire du *Linguatula serrata*).

En 1816, J.-B. de Lamarck reprend le genre *Linguatula* et, en 1817, G. Cuvier le genre *Prionoderma* (*Prionoderma lanceolata*). En 1819, Rudolphi crée le genre *Pentastoma* (Pentastome) qui allait donner son nom au groupe entier.

En 1824, H.-D. de Blainville distingue le genre *Nettorhynque* que J.C. Zenker latinise en *Nettorhynchus* (2). En 1829, Creplin décrit sous le nom de *Pentastoma fera* un parasite du foie du chat domestique. C'est encore une forme larvaire de *Linguatula serrata*.

En 1830, G. Cuvier regroupe toutes les espèces connues dans le genre *Linguatula* et les place dans son ordre des « Intestinaux cavitaires » au voisinage des « Nématodes ».

En 1835, Owen reprend dans le même sens le genre *Linguatula* et considère ces êtres comme des vers hermaphrodites, ce qui constitue une erreur très gênante.

Cette même année (1835), Diesing fait paraître la première monographie du groupe et reconnaît onze espèces différentes dans la section des *Acanthotheca*.

(1) Remarquons cependant que, dès 1781, Abildgaard avait établi que le canard pouvait être l'hôte définitif du Schistocéphale de l'Epinocœ (Cestodes). Mais cette remarquable découverte était tombée dans l'oubli. Il faudra attendre 1853 pour que P. J. Van Beneden établisse un rapport entre *Taenia solium* et *Cysticercus cellulosae* (Cestodes), 1873 (Weinland) et 1883 (R. Leuckart) pour que le cycle de *Fasciola hepatica* soit éclairci (Trématodes), 1882 (R. Leuckart) pour connaître le cycle de *Strongyloides stercoralis* (Nématodes), 1886 pour que Golgi saisisse le cycle schizogonique des Hématozoaires du paludisme (Sporozoaires) et 1899 — plus de 100 ans après Abildgaard — pour que Rabinowitsch et Kemper décrivent l'évolution du *Trypanosoma lewisi* (Flagellés). On notera que les Pentastomides sont assez bien placés dans l'évolution de nos connaissances, puisque le cycle de *Linguatula serrata* fut définitivement éclairci vers 1860 (R. Leuckart).

(2) En fait, H.-D. de Blainville reconnaît, parmi les Onchocéphalés, le seul genre « Linguatule » groupant « cinq genres qui n'en sont, évidemment, qu'un » : Linguatule, pentastome, tetragule, porocéphale, prionoderme. Il y ajoute le genre « cucullan » (« trop mal connu pour assurer sa place »), le genre « nettorhynque » et le genre « caryophyllée » (« trop mal connu pour juger de ses rapports naturels »).

Le genre « Nettorhynque » est un genre fabuleux que H.-D. de Blainville abandonnera dès 1828.

C'est à cette époque que P.-J. van Beneden commence ses remarquables travaux qui devaient amener, une quinzaine d'années plus tard, des conclusions nouvelles.

Car les descripteurs sont partagés entre deux tendances :

- grouper et définir les espèces, ce qui, en l'absence de toutes données sur les cycles parasitaires, entraîne des erreurs importantes (2 bis) ;
- classer le groupe parmi les ordres déjà définis.

A ce titre, les vieux auteurs sont unanimes : les Pentastomides sont des « vers » ou mieux des « Entozoaires » (3). Ils sont trompés par la convergence morphologique de ces parasites et des vers plats rubannés.

Pourtant, dès 1845, F. Dujardin émet des doutes sur cette assimilation :

« Les Acanthothèques présentent un certain rapport avec les crustacés entomos-
« tracés ou les crustacés parasites dont les appendices antérieurs seraient représentés
« par les deux paires de crochets. Ils ont d'autres rapports avec les Nématoïdes et les
« Trématodes, mais ils ne peuvent être convenablement rangés ni avec les uns, ni avec
« les autres. »

Mais F. Dujardin ne reconnaît encore que le genre *Pentastoma* Rudolphi (= *Linguatula* Cuvier, Lamarck, Owen).

En 1849, P.-J. van Beneden découvre l'organisation très particulière de l'embryon et en souligne la nature arthropodiale. Les Linguatulides deviennent des Arthropodes de la classe des crustacés.

En 1852, Schubart propose de les placer dans les Acariens. Cette position est celle également de R. Leuckart, 1860 qui distingue la famille des *Linguatulidae* dans l'ordre des Acariens. Enfin, et le fait est capital, R. Leuckart élucide le cycle de *Linguatula serrata*.

Notons d'ailleurs que c'est souvent sur des homologies discutables que se fondent les opinions. On admet sans trop de peine que les crochets sont des pattes « atrophiées », on trouve une analogie « curieuse » entre les Pentastomides et les Acariens démodicides. Les ouvrages de vulgarisation (4) et des ouvrages ou articles plus spécialisés (5) reproduisent ces opinions.

(2 bis) Ainsi, en 1840, M. Nordmann (Annotation à Lamarck), reprend le genre *Linguatula* de Lamarck sans apporter aucune lumière nouvelle. Il existe une véritable scolastique dans l'étude du groupe.

(3) Cette pensée sera encore en plein xx^e siècle celle de C.E.W. Sprehn (1932).

(4) Cf. entre autres Roule L., Suis A., Jammes L. 1895 : « Cours de Zoologie générale et médicale », 2^e éd., 369-370 ; Moniez R. 1896 : « Traité de Parasitologie », 565 ; Neveu-Lemaire M. 1908 : « Précis de Parasitologie humaine », 4^e éd., 522 ; Brumpt E. 1910 : « Précis de Parasitologie », 1^{re} éd., 487 ; Neveu-Lemaire M. 1912 : « Parasitologie des animaux domestiques », 862. Neveu-Lemaire M. 1921 : « Précis de Parasitologie humaine », 5^e éd., 317 ; Brumpt E. 1927 : « Précis de Parasitologie », 828 ; Franchin et Giordano 1929 : « Patologia tropicale » ; Neveu-Lemaire M. 1938 : « Traité d'Entomologie médicale et vétérinaire », 153-173 ; Brumpt E. 1949 : « Précis de Parasitologie », 6^e éd., 1060-1065 ; Manson-Bahr H. 1950 : « Manson's Tropical Diseases », 1013-1014.

(5) W.S. Patton et F.W. Gragg, 1913 : « A text book of medical Entomology », Christian Literature Society for India, London, Madras, Calcutta, admettent deux genres *Porocephalus* et

Depuis 70 ans, quatre révisions générales méritent d'être relevées qui sont pour l'historien des Pentastomides autant d'étapes dans nos connaissances : A. E. Shipley, 1898, L. W. Sambon, 1922, R. Heymons, 1935, A. Fain, 1961.

La position systématique des *Pentastomida* a retenu l'attention bien entendu des biologistes. Il est évident que les *Pentastomida* ne sauraient être placés dans les *Arachnides*, au voisinage de groupes aussi différenciés que les *Scorpionides*, les *Chernétides*, les *Solifuges*, les *Palpigrades*, les *Aranéides*, les *Acariens*.

Dans ces conditions, L. Cuénot (1926, puis 1949 et 1952) les isole au voisinage des Tardigrades et des Onychophores dans les *Malacopoda* (= *Pararthropoda*) non sans de grosses hésitations. L. von Graff, sous le nom de *Stelechopoda*, unit les Linguatulides, les Myzostomes et les Tardigrades. Enfin, en 1949, A. Vandel souligne l'hétérogénéité certaine de ces groupes.

2. Les genres et les espèces

La taxinomie actuelle des Pentastomides est l'œuvre de L. W. Sambon et de R. Heymons.

Nous avons résumé, sous forme de tableaux synoptiques immédiatement abordables, l'essentiel de nos connaissances.

Il existe deux groupes très différents : les *Cephalobaenida* primitifs et les *Porocephalida* plus évolués (tableau 1).

— Les *Cephalobaenida* groupent deux familles *Cephalobaenidae* et *Reighardiidae* (tableau 2). Les *Cephalobaenidae* renferment deux genres certains et un genre douteux (tableau 3). L'un de ces genres, le genre *Raillietiella*, est complexe et deux classifications ont été proposées (tableau 4).

— Les *Porocephalida* se divisent en deux superfamilles : *Porocephaloidea* et *Linguatuloidea* (tableau 5).

Les *Porocephaloidea* réunissent cinq familles différentes : *Sebekiidae*, *Subtrique-tridae*, *Samboniidae*, *Porocephalidae*, *Armilliferidae* (tableau 6). L'analyse des principales familles est donnée dans les tableaux 7, 8, 9 et 10.

Enfin, nous dresserons le catalogue des espèces actuellement reconnues (tableau 11).

Linguatula, placés à côté des Arachnides. L. W. Sambon, 1922 considère les Pentastomides comme des Acariens, F. Noc, 1923 également en s'appuyant sur des données évolutives (embryon acari-forme). Les Pentastomides sont classés par cet auteur au voisinage des Demodécides et des Pycnogonides. V. Haffner, 1924, après étude anatomique, les rapproche soit des Acariens, soit des Myriapodes, soit des Onychophores.

Tableau 1.

	CEPHALOAENIDA	POROCEPHALIDA
<i>Embryon :</i>		
« pattes »	segment basal en anneau.	un axe chitineux terminé en cupule.
appareil perforant	stylet médian bifurqué, 3 paires de petits aiguillons latéraux.	stylet médian simple, 1 paire de stylets latéraux bifides (en Y), avec glande annexe.
« queue »	longue, bifide.	courte, à 2 pointes mousses.
<i>Larve (λ III) :</i>		
griffes	2 griffes égales.	griffe simple (ou double, mais alors griffe accessoire dorsale).
lobes parapodiaux	présents.	absents.
aiguillons céphaliques	nombreux.	absents.
épines abdominales	absentes.	une couronne de petites épines (souvent mousses) au bord postérieur des anneaux.
<i>Adultes :</i>		
système nerveux	non fusionné.	une masse indivise.
griffes	simples sans <i>fulcrum</i> .	avec <i>fulcrum</i> .
disposition des membres ..	primitive, en arrière de la bouche.	en trapèze aplati, en ligne courbe ou sur le même plan que la bouche.
lobes podiaux	présents ou absents.	absents.
orifice génital mâle	antérieur, ventral.	antérieur, ventral.
orifice génital femelle	antérieur, ventral (femelle progyné).	postérieur, soit sur l'anneau distal (femelle opisthogyné), soit sur les anneaux précédents (femelle hétérogyné).
poche du cirre	absente.	présente.
cirre	court, soudé au gubernaculum.	long et libre.
gubernaculum	en tige chitineuse.	en gouttière.
utérus	large, sacciforme.	étroit, allongé, sinueux.

Tableau 2. — *CEPHALOAENIDA*

	Cephalobaenidae	Reighardiidae
Lobes podiaux ou parapodiaux	présents.	absents.
Griffes	moyennes.	très petites.
Papilles frontales	présentes.	présentes, mais réduites.
Papilles céphaliques dorsales.	présentes.	absentes.
Extrémité postérieure	à deux lobes, anus terminal entre les lobes.	arrondie, non lobée.
Cuticule	lisse.	petites élevures épineuses.
Nombre de genres	3	1
Nombre d'espèces	23	1
Hôtes des adultes	Serpents, Lacertiniens, ? Am- phibiens.	Oiseaux.
Hôtes des larves	Serpents, Amphibiens.	Poissons probablement.

Tableau 3. — *Cephalobaenidae*

	<i>Cephalobaena</i>	<i>Raillietiella</i>	? <i>Megadrepanoïdes</i>
Lobes podiaux	rétractiles, digitiformes.	rudimentaires à nuls ; lobes parapodiaux ré- duits à 3 mamelons.	lobes parapodiaux sur les griffes antérieures du mâle.
Extrémité céphalique .	en trompe portant la bouche.	trompe réduite.	pas de trompe
Nombre d'espèces ...	1 Amérique.	20 Asie, Afrique, Euro- pe, Amérique, Mada- gascar.	2 Pacifique Sud.
Hôtes des adultes . . .	Serpents.	Lacertiniens Serpents.	Lacertiniens.
Hôtes des larves		Amphibiens, Serpents.	

* La position du genre *Megadrepanoïdes* est incertaine : selon ses créateurs, ce genre réunirait des caractères de *Cephalobaenida* (femelle progyné) et des caractères de *Porocephalida* (utérus tubulaire, griffes présentant un fulcrum).

Tableau 4. — Le genre *Raillietiella*.

Classification de R. Heymons Groupes	I	II	III	IV	V
Classification de M.-L. Hett Sous-genres	<i>Heymonsia</i>	<i>Raillietiella</i>			
Corps	en fuseau.	allongé.			
Griffes antérieures.	réduites.	normales.			
Lobes podiaux ...	rudimentaires	nuls.			
Lobes postérieurs .		épais charnus	courts larges	petits globuleux	allongés
Nombre d'espèces .	6	2	4	2	6
Hôtes des adultes .	Lézards	Varans	Serpents	Serpents	Lacertiniens Serpents
Hôtes des larves .	? Amphibiens		Serpents	Amphibiens	

* Le sous-genre *Heymonsia* ne correspond qu'imparfaitement au groupe I : *R. gehyrae* de Java en est exclu

 Tableau 5. — *PCROCEPHALIDA*

	<i>PCROCEPHALOIDEA</i>	<i>LINGUATULOIDEA</i>
Corps	cylindrique.	lancéolé, plat.
Testicules	un seul.	deux, 4 griffes simples, bouche entre les griffes, anus terminal, vulve terminale, nymphé à griffes doubles et cuticule épineuse.
Hôtes des adultes	Reptiles.	Mammifères.
Hôtes des larves	Poissons, Reptiles, Mammifères, rarement Oiseaux. 5 familles.	Mammifères. une seule famille, un genre, 4 espèces,

Tableau 6. — *POROCEPHALOIDEA*

	Sebekiidae	Subtriquetridae	Samboniidae	Porocephalidae	Armiliferidae
Corps	allongé ou trapu	court, large des rebords.	cylindrique, régulier ou en massue, un peu aplati en avant ventralement.	cylindrique, souvent un peu spiralé et renflé aux extrémités.	cylindrique, long, dernier segment en olive.
Anneaux abdominaux	plus de 70.		40-76.	30-50, parfois (♀) indistincts.	19-60, bien visibles.
Lignes latérales ..	visibles.		visibles.	rudimentaires ou nulles.	nulles.
Griffes	simples (♀, ♂), doubles (λ III).	simples (doubles chez une espèce ?).	simples.	simples (parfois griffe externe double).	simples (♂, ♀, λ III).
Disposition des griffes					
Cadre buccal	en trapèze.	en arc.	en arc.	en arc ou sur une droite.	en arc ouvert ou sur une droite.
Intestin	en U ou en O.	en O.	en O ou cordiforme.	en O ou en U.	en O presque tous jours.
Femelle	sinueux.		hétérogyne.	droit.	droit.
	opisthogyne.			opisthogyne.	opisthogyne, rarement hétérogyne.
Nombre de genres.	4	1 3 espèces. Amérique.	3	2	4
Hôtes des adultes ..	Asie, Afrique. Amérique, Pacifique. Crocodyliens, Chéloniens.	Crocodyliens.	Afrique, Océanie, Pacifique. Varans, Serpents.	Amérique, Afrique, Asie. Serpents.	Afrique, Asie, Australie. Serpents.
Hôtes des larves ..	surtout. Poissons Serpents	Poissons.	Serpents.	Amphibiens, Serpents, Mammifères,	Mammifères, très rarement Oiseaux.

Tableau 7. — *Sebekiidae*

	<i>Diesingia</i>	<i>Sebekia</i>	<i>Alofia</i>	<i>Leiperia</i>
Taille	réduite, corps en masse.	réduite, corps à lignes latérales très visibles.	réduite, corps arqué.	plus importante. ♂ = corps long, étroit, 100-110 anneaux. ♀ = corps épais, 60-70 anneaux, visibles en avant. λ III = corps très long.
Griffes	petites ; à la base des griffes antérieures, une formation réduite, inerme	petites, égales ; grand fulcrum à la base des griffes (au moins les antérieures) ; une formation scléreuse épineuse.	grandes, longues, pas de formation scléreuse.	grandes, arquées, lisses
Bouche	en U.	en O ou en U.	en U.	petite, quadrangulaire.
Nombre d'espèces .	1 Amérique.	7 Asie, Afrique, Amérique.	5 Asie, Amérique, Pacifique.	2 Afrique, Amérique.
Hôtes des adultes .	Chéloniens.	Crocodiliens, Poissons, Serpents, ? Crocodiliens.	Crocodiliens.	Crocodiliens, Poissons, rarement Reptiles.
Hôtes des larves ..				

Tableau 8. — **Samboniidae**

	<i>Sambonia</i>	<i>Elenia</i>	<i>Waddycephalus</i>
Corps	dilaté en avant, rétréci en arrière (♀). 40-44 anneaux. lignes latérales visibles,	dilaté en avant, rétréci en arrière. 54-69 anneaux.	cylindrique allongé, rétréci brutalement en arrière des 7-8 premiers anneaux abdominaux. 50-76 anneaux, parfois indistincts (♀); lignes latérales parfois indistinctes.
Griffes	petites, inégales, en trapèze; les griffes postérieures présentent un prolongement dorsal (♂, ♀, λ III).	moyennes, sur une ligne arquée.	grandes, égales, sur une ligne arquée; pas de prolongement dorsal.
Bouche	en O ou en U.		
Vulve sur le .	5°-6° anneau avant l'anus.	6°-16° anneau avant l'anus.	8°-11° anneau avant l'anus.
Nombre d'espèces	1	2	2
Hôtes des adultes	Asie, Afrique, Varans. Développement direct.	Australie, Pacifique. Varans, ? Serpents.	Australie, Pacifique. Serpents.

Tableau 9. — **Porocephalidae**

	<i>Porocephalus</i>	<i>Kiricephalus</i>
Tête	plus ou moins renflée, mais non séparée de l'abdomen par un rétrécissement.	renflée et séparée de l'abdomen par un rétrécissement.
Anneaux	λ III = bien visibles, ♂, ♀ = peu marqués.	corps cylindrique régulier, parfois spiralé (♀).
Bouche	en O, bord parfois sinueux.	en ovale allongé.
Griffe interne	simple au niveau de la bouche.	simple, un peu en avant de la bouche.
Griffe externe	double. (♂, ♀, λ III).	simple.
Nombre d'espèces	5	3
Hôtes des adultes	Afrique, Amérique.	Asie, Amérique, Madagascar, Australie.
Hôtes des larves	Serpents. Reptiles, Mammifères.	Serpents. Amphibiens, Reptiles, Mammifères

Tableau 10. — Armilliferidae

	<i>Armillifer</i>	<i>Cubirea</i>	<i>Giglioella</i>	<i>Liganifer</i>
Nombre d'anneaux (♀)	19-32, en général saillants.	26-31.	50-60, peu saillants.	38-45.
Tête	largement unie à l'abdomen.	sur une ligne droite.	sur une ligne droite.	sur une ligne légèrement arquée.
Griffes simples ...	sur une ligne droite.	sur une ligne droite.	sur une ligne droite.	en O, réduite.
Bouche	en O.	en O.	en U.	ventral.
Anus	classiquement terminal ou subterminal.	terminal.	terminal.	terminal.
Femelle	opisthogyne, vulve distante de l'anūs, ovaire en I ou en Y avec 2 oviductes.	opisthogyne, vulve contigüe à l'anūs, ovaire en I avec 1 oviducte qui se bifurque.	opisthogyne, vulve distante de l'anūs, ovaire en I de l'anūs.	hétérogène.
Nombre d'espèces .	3	2	1	1
Hôtes des adultes .	Asie, Afrique, Australie, Madagascar.	Afrique.	Madagascar.	Nouvelle-Guinée, ? Australie.
Hôtes des larves ..	Serpents.	Serpents.	Serpents.	Serpents.
	Mammifères, rarement Oiseaux.	Oiseaux.	Mammifères.	? Mammifères.

Tableau 11. — Catalogue des espèces actuellement reconnues
dans le phylum des *PENTASTOMIDA*

	HÔTES	
	Adultes chez :	Larves chez :
CEPHALOAENIDA R. Heymons, 1935.		
Cephalobaenidae.		
<i>Cephalobaena</i> R. Heymons, 1922.		
<i>C. tetrapoda</i> R. Heymons, 1922, Paraguay.	<i>Bothrops alternatus</i> Dum. Bibr. (Wied.). <i>Lachesis</i> sp.	
<i>Raillietiella</i> L. W. Sambon, 1910.		
GROUPE I.		
<i>R. indica</i> L. Gedoelst, 1921, Indes.		<i>Bufo melanostichus</i> Schneid.
<i>R. geckonis</i> (Diesing, 1850) Indes.	<i>Hemidactylus flaviviridis</i> Rüpp. <i>Calotes versicolor</i> (Daud.) <i>Gecko gecko</i> (L.). <i>Gecko gecko</i> (L.). <i>Peropus mutilatus</i> (Wiegman.).	
Siam.		
? <i>R. affinis</i> Bovien, 1927, Java.		
<i>R. gehyrae</i> Bovien, 1927, Java.		
<i>R. hemidactyli</i> M. L. Hett, 1934, Birmanie.	<i>Hemidactylus gleadowi</i> Murray. <i>Calotes versicolor</i> (Daud.). <i>Hemidactylus frenatus</i> Schlegel. <i>Peropus mutilatus</i> (Wiegman.).	
Cochinchine.		

	HÔTES	
	Adultes chez :	Larves chez :
	<i>Hemidactylus mabouia</i> (Mor.).	
<i>R. mabuyae</i> R. Heymons, 1922, Afrique S.-O.	<i>Mabuya sulcata</i> Peters.	
GROUPE II.		
<i>R. shipleyi</i> R. Heymons, 1926, Afrique.	<i>Varanus exanthematicus</i> Bosc.	
? Asie S.	<i>Varanus griseus</i> Daudin. <i>Varanus ocellatus</i> Rüpp.	
<i>R. kochi</i> R. Heymons, 1926, Abyssinie.	<i>Varanus ocellatus</i> Rüpp.	
GROUPE III.		
<i>R. boulengeri</i> (Vaney et L. W. Sambon, 1910), Afrique.	<i>Python regius</i> (Shaw). <i>Bitis gabonica</i> Dum. <i>Bitis nasicornis</i> Shaw. <i>Bitis arietans</i> Merr. <i>Thrasops jacksoni</i> Günth. <i>Thelotornis kirtlandi</i> (Hall.). <i>Dromophis lineatus</i> (Dum. Bibr.). <i>Crotaphopeltis hotamboeia</i> (Laur.). <i>Zamenis ravigieri</i> Menet. <i>Psammophis sibilans</i> L. <i>Psammophylax rhombeatus</i> L. <i>Psammophylax variabilis</i> Gohr. <i>Causus rhombeatus</i> (Licht.). <i>Boaedon olivaceus</i> (Dum.). <i>Boaedon lineatus</i> Dum. Bibr. <i>Naja melanoleuca</i> Hall. <i>Naja nigricollis</i> Reinh. <i>Sepedon haemachaetes</i> Merr. <i>Dendroaspis jamesoni</i> (Traill.).	<i>Mehelya lamani</i> (Lönnh.). <i>Causus rhombeatus</i> (Licht.). <i>Psammophis sibilans</i> (L.). <i>Gastropyxis smaragdina</i> (Schl.). <i>Mabuya</i> .
<i>R. boulengeri spiralis</i> R. Hey- mons, 1939, Soudan.	<i>Psammophis sibilans</i> (L.).	

	HÔTES	
	Adultes chez :	Larves chez :
<i>R. orientalis</i> (M. L. Hett, 1915), Asie E., Europe S.	<i>Coluber</i> , <i>Elaphe</i> , <i>Naja</i> , <i>Ancistrodon</i> ,	? <i>Naja</i> .
<i>R. agcoi</i> Tubangui et Masilun- gan, 1936, Philippines.	<i>Naja</i> .	
GROUPE IV.		
<i>R. mediterranea</i> (M. L. Hett, 1915), Méditerranée.	<i>Zamenis dahli</i> Fitz. <i>Zamenis gemonensis</i> (Laur.).	<i>Bufo mauretanicus</i> Schl.
<i>R. spiralis</i> M. L. Hett, 1923, Palestine.	<i>Caelopeltis monspessulana</i> Herm.	
GROUPE V.		
<i>R. congolensis</i> A. Fain, 1960, Congo ex-belge.	<i>Thelotornis oatesi</i> (Gtr.).	
<i>R. furcocerca</i> (Diesing, 1835), Amérique S.	<i>Boa</i> , <i>Coluber</i> , <i>Elaphe</i> , <i>Spilotes</i> , <i>Drymobius</i> , <i>Lachesis</i> , <i>Phrynomax</i> , <i>Rhadinacea</i> .	
<i>R. bicaudata</i> R. Heymons et Gr. Vitzthum, 1935, Améri- que N.	<i>Elaphe carais coupeeri</i> Holbr. <i>Ophiobolus getula</i> L.	
<i>R. schoutadeni</i> A. Fain, 1960, Congo ex-belge.	<i>Monopeltis schoutedeni</i> Witte.	
<i>R. chamaeleonis</i> Grétilat et Brygoo, 1959, Madagascar.	<i>Chamaeleon oustaleti</i> Mocq. <i>Chamaeleon verrucosus</i> G. Cuv.	
<i>R. giglioli</i> M. L. Hett, 1924, Amérique S.	<i>Amphisbaena alba</i> L.	

	HÔTES	
	Adultes chez :	Larves chez :
? <i>Megadrepanoïdes</i> Self et Kuntz, 1957.		
<i>M. varani</i> Self et Kuntz, 1957, Pacifique S.	<i>Varanus indicus</i> (Daud.).	
<i>M. salomonensis</i> Self et Kuntz, 1957, Pacifique S.	<i>Varanus indicus</i> (Daud.).	
Reighardiidae.		
<i>Reighardia</i> Ward, 1899.		
<i>R. sterna</i> (Diesing, 1864), Europe, Asie, Amérique.	<i>Sternidae</i> (Goélands et Sternes).	Poissons probablement. (C. W. Stiles et A. Hasal, 1927).
POROCEPHALOIDEA		
A. Fain, 1961.		
POROCEPHALIDA		
R. Heymons, 1935.		
Sebekiidae.		
<i>Diesingia</i> L. W. Sambon, 1922.		
<i>D. megastoma</i> (Diesing, 1836), Brésil.	<i>Hydraspis geoffroyana</i> (Schweigger). (A été signalé à tort aux Indes sur un Crocodilien).	
<i>Sebekia</i> L. W. Sambon, 1922.		
<i>S. jubini</i> (Vaney et L. W. Sambon, 1910), Asie S.	<i>Crocodilus siamensis</i> Sch.	
<i>S. wedli</i> Giglioli, 1922, Afrique.	<i>Crocodilus vulgatus</i> (G. Cuv.).	
<i>S. cesarisi</i> Giglioli, 1922, Afrique.	<i>Crocodilus</i> .	
<i>S. oxycephala</i> (Diesing, 1836), Amérique.	<i>Crocodilus</i> .	
<i>S. divestei</i> Giglioli, 1922, Amérique.	<i>Crocodilus</i> .	
<i>S. samboni</i> Travassos, 1924, Brésil.	<i>Crocodilus</i> .	
<i>S. acuminata</i> Travassos, 1924, Brésil.	<i>Crocodilus</i> . Les larves du genre <i>Sebekia</i> se développent chez les Poissons d'eau douce.	

	HÔTES	
	Adultes chez :	Larves chez :
<i>Alofia</i> Giglioli, 1922.		
<i>A. indica</i> (von Linstow) M. L. Hett, 1924, Indes. Position systématique incertaine.	<i>Gavialis gangeticus</i> .	
<i>A. platycephala</i> (Lohrmann, 1889), Amérique S.	<i>Crocodilus</i> .	
<i>A. ginae</i> Giglioli, 1922, Pacifique. Espèce critique.		
<i>A. merki</i> Giglioli, 1922, Pacifique. Espèce critique.		
<i>A. adriatica</i> Hirst, 1922. Espèce critique signalée de l'Adriatique (?).		
<i>Leiperia</i> L. W. Sambon, 1922.		
<i>L. cinnaminalis</i> L. W. Sambon, 1922, Afrique.	<i>Crocodilus niloticus</i> Laur.	<i>Mastacembelus</i> . <i>Chrysichthys mabusi</i> Boul. <i>Chrysichthys brachynema</i> Boul. <i>Alestes macrophthalmus</i> Günther. <i>Tilapia nilotica</i> L. <i>Lates niloticus</i> Boul. <i>Lates microlepis</i> Boul. <i>Bathybates ferox</i> Boul. <i>Crocodilus cataphractus</i> (L.). Poissons, Chéloniens, Ophidiens,
<i>L. gracilis</i> (Diesing, 1836), Amérique S.	<i>Crocodilus</i> .	
<i>Subtriquetridae</i> A. Fain, 1961.		
<i>Armillifer</i> L. W. Sambon, 1922.		
<i>S. shipleyi</i> M. L. Hett, 1924, Indes.	<i>Crocodilus</i> .	

	HÔTES	
	Adultes chez :	Larves chez :
<i>S. subtriquetra</i> (Diesing, 1835), Brésil.	<i>Crocodylus crocodylus</i> (L.).	Poissons d'eau douce.
Samboniidae.		
<i>Sambonia</i> F. Noc et Giglioli, 1922.		
<i>S. lohmanni</i> (L. W. Sambon, 1910), Asie, Afrique.	<i>Varanus</i> .	Développement direct possible.
A été signalé par Self et Kuntz, 1957 d'un Ophidien des Iles Salomon (?).		
<i>Elenia</i> R. Heymons, 1932.		
<i>E. australis</i> R. Heymons, 1932, Australie.	<i>Varanus</i> .	
<i>E. travassosi</i> (R. Heymons, 1932), Iles Philippines. Es- pèce critique.		
Waddycephalus L. W. Sambon, 1922.		
<i>W. teretiusculus</i> (Baird, 1862), Australie.	<i>Pseudechis</i> , <i>Hoplocephalus</i> , <i>Notechis</i> , <i>Diemenia</i> .	<i>Pseudechis</i> .
<i>W. vitiensis</i> R. Heymons, 1932, Iles Fidji. Espèce critique.		
Porocephalidae.		
Porocephalus M. de Humboldt, 1809.		
<i>P. subulifer</i> (R. Leuckart, 1860), Afrique.	<i>Mehelya poensis</i> A. Smith. <i>Mehelya savognani</i> (Mocq.). <i>Mehelya lamani</i> (Lönnb.). Développement interrompu probablement chez <i>Bitis</i> , <i>Causus</i> , <i>Naja</i> .	<i>Causus rhombeatus</i> (Licht.). <i>Psammophis sibilans</i> (L.) <i>Neusterophis</i> . <i>Elapsoidea</i> . <i>Cercopithecus</i> . <i>Galago senegalensis</i> E. Geof.

	HÔTES	
	Adultes chez :	Larves chez :
<i>P. benoiti</i> A. Fain, 1960, Congo ex-belge. Espèce critique.	Ophidiens. <i>Eunectes, Boa, Epicrates.</i>	
<i>P. clavatus</i> (J. Wyman, 1847), Amérique S.		
A été signalé en Afrique chez <i>Causus rhombeatus</i> (Licht.), à tort sans doute.	<i>Crotalus.</i>	Mammifères nombreux.
<i>P. crotali</i> (M. de Humboldt, 1808), Amérique.		
<i>P. stilesi</i> L. W. Sambon, 1910, Amérique S. Espèce critique.	<i>Bothrops, Lachesis, Helicops.</i>	Ophidiens, Lacertiniens.
<i>Kiricephalus</i> L. W. Sambon, 1922.	<i>Coluber, Zamenis, Tropidonotus.</i>	
<i>K. pattoni</i> (Stephens, 1908), Indes.	<i>Licheterodon, Corallus. Python.</i>	Amphibiens, Ophidiens.
Madagascar. Australie.		
<i>K. coarctatus</i> (Diesing, 1850), Amérique.	<i>Drymobius, Coluber, Elaphe, Herpetodryas, Tropidonotus, Thamnophis, Ophibolus.</i>	<i>Elaps, Elaphe. Mephitis.</i>
<i>K. tortus</i> (A. E. Shipley, 1898), Amérique N.	<i>Dipsadomorphus irregularis</i> Merr.	

	HÔTES	
	Adultes chez :	Larves chez :
Cubirea Kishida, 1929. <i>C. annulata</i> (Baird, 1853), Afrique.	<i>Naja haje</i> L. <i>Naja melanoleuca</i> Hall. <i>Naja nigricollis</i> Reinh.	<i>Porphyrio</i> .
<i>C. pomeroyi</i> (Woodland, 1921), Afrique. A été signalé dans le Paci- fique par Self et Kuntz, 1957, sans doute à tort.	<i>Naja melanoleuca</i> Hall. <i>Naja nigricollis</i> Reinh. <i>Naja atriceps</i> Laur.	
Giglioella Chabaud et Choquet, 1954. <i>G. brumpti</i> (Giglioli, 1922), Madagascar.	<i>Corallus madagascariensis</i> Dum. Bib. <i>Boa madagascariensis</i> Dum. Bib.	Lémuriens.
Ligamifer R. Heymons, 1932. <i>L. mazzai</i> (L. W. Sambon, 1922), Asie orientale, Nou- velle-Guinée ?, Australie.	Ophidiens.	<i>Dasyurus</i> .
LINGUATULOIDEA A. Fain 1961. Linguatulidae. Linguatula Frölich, 1789. <i>L. serrata</i> Frölich, 1789, cos- mopolite. <i>L. dingophila</i> Johns 1910, Australie. <i>L. nuttali</i> L. W. Sambon, 1922, Afrique orientale.	Carnivores surtout. <i>Canis dingo</i> Bl. <i>Felis leo</i> L.	
<i>L. recurvata</i> (Diesing, 1850), Amérique S.	<i>Felis onza</i> L.	<i>Cephalophus</i> <i>coeruleus</i> Sm. <i>Tragelaphus scriptus</i> . (Pallas). Artiodactyles, Primates.

3. Essai phylogénétique

Comme toujours, une classification valable, c'est-à-dire phylogénétique, doit tenir compte de multiples données :

- 1) des données d'ordre spatial ;
- 2) des données d'ordre biologique ;
- 3) des données d'ordre morphologique, celles-ci dans une certaine mesure discutables chez un groupe essentiellement parasite.

1) Données spatiales.

Elles sont soit stratigraphiques, soit géographiques.

a) DONNÉES STRATIGRAPHIQUES. — Nous n'en possédons aucune sur les Pentastomides. Mais, l'arbre généalogique des hôtes reptiliens doit retenir notre attention. Il s'agit là d'un problème parallèle sur lequel nous ne pourrions malheureusement longuement insister.

b) DONNÉES GÉOGRAPHIQUES. — Sans nous y attarder, car nous avons devant nous des espèces parasites qui ont suivi leurs hôtes au cours de leurs déplacements, nous noterons les points suivants :

- le genre *Cephalobaena*, officiellement le plus primitif, est strictement américain ;
- le genre *Raillietiella* s'étend sur tout le secteur gondwanien (Amérique, Afrique, Madagascar, Indes). Il manque cependant à notre connaissance en Australie, mais présente deux rameaux, l'un méditerranéen, l'autre vers l'Extrême-Orient ;
- le genre *Reighardia* est cosmopolite, il est d'ailleurs le seul groupe inféodé aux Oiseaux ;
- le genre *Megadrepanoïdes* est pacifique ;
- tous les *Porocephaloïdea* sont gondwaniens, curieuse répartition déjà notée par L. Giglioli (1922), et résumée dans le tableau de la page 504 ;
- le genre *Linguatula* est cosmopolite.

2) Données biologiques.

Elles portent essentiellement sur les cycles parasitaires et nous devons avouer que nos connaissances sont à ce sujet bien réduites. Toutefois, en excluant le développement direct, nous obtenons le tableau à double entrée de la page 505.

	Améri- ques	Afrique	Madagas- car	Indes	Austra- lie	extension pacifique
<i>Diesingia</i>	+					
<i>Sebekia</i>	+	+		+		
<i>Alofia</i>	+			+		+
<i>Leiperia</i>	+	+				
<i>Subtriquetra</i>	+			+		
<i>Sambonia</i>		+		+		? +
<i>Elenia</i>					+	
<i>Waddycephalus</i> ...					+	+
<i>Porocephalus</i>	+	+				
<i>Kiricephalus</i>	+		+	+	+	
<i>Nettorhynchus</i>		+		+	+	
<i>Cubirea</i>		+				
<i>Gigliolella</i>			+			
<i>Ligamifer</i>				+	? +	

Objectivement, nous devons reconnaître les faits suivants :

a) Le développement direct n'est actuellement connu sans équivoque que dans le genre *Sambonia* (A. Fain et J. Mortelmans, 1960) (6). Il est possible, mais non démontré, chez les *Cephalobaenida* parasites de petits lézards insectivores.

b) Les Pentastomides sont rarement des espèces sténoxènes. *Cubirea pomeroi* semble strictement inféodé au genre *Naja*. *Armillifer grandis* serait capable de complet développement, uniquement chez *Bitis nasicornis*, mais il s'agit là peut-être d'une fausse impression due au petit nombre des serpents examinés. *Porocephalus subulifer* n'atteindrait également son complet développement que chez les *Mehelya*.

Ces espèces sont des espèces évoluées. Mais nous remarquerons que l'ubiquité de ces mêmes espèces à l'état larvaire est absolument extraordinaire. Nous connaissons ainsi plus de 60 espèces différentes capables d'héberger les larves d'*Armillifer armillatus*.

3) Données morphologiques.

Quelques questions doivent être soulevées :

1° NATURE DE LA MÉTAMÉRISATION.

La métamérisation des Pentastomides est une fausse métamérisation, ce qui est d'ailleurs une donnée classique :

(6) Chez *Sambonia lohrmanni* Noc et Giglioli, parasite du *Varanus komodoensis* des Iles de la Sonde. L'exemplaire disséqué par Fain et Mortelmans leur a montré à la fois des formes adultes libres dans les cavités bronchiques et tous les stades de l'embryon à la nymphe enkystés dans la muqueuse trachéale. De nombreux œufs se trouvaient dans le mucus trachéal.

1 = Pisces, 2 = Amphibia, 3 = Reptilia, 31 = Testudinata, 32 = Loricata,
33 = Rhynchocephalia, 34 = Sauria, 35 = Ophidia, 4 = Aves, 5 = Mammalia

HÔTES DÉFINITIFS

HÔTES INTERMÉDIAIRES		1	2	31	32	33	34	35	4	5
	1				<i>Sebekia</i> <i>Alofia</i> <i>Leiperia</i> <i>Subtriquetra</i>				<i>Reighardia</i>	
	2						<i>Railliet- iella</i> 1 ?	<i>Railliet- iella</i> IV <i>Kiricephalus</i>		
	31				<i>Leiperia</i>					
	32				<i>Leiperia</i>					
	33									
	34									
	35				<i>Leiperia</i>			<i>Railliet- iella</i> III <i>Waddycephalus</i> <i>Porocephalus</i> <i>Kiricephalus</i>		
	4							<i>Armillifer</i> <i>Cubirea</i>		
	5							<i>Porocephalus</i> <i>Armillifer</i> <i>Giglioella</i> <i>Ligamifer</i>		<i>Lingua- tula</i>

* Les hôtes intermédiaires sont inconnus chez les *Diesingia* (adultes chez les *Testudinata*), les *Raillietella* II et V, *Megadrepanoïdes*, *Sambonia*, *Elenia* (adultes chez les *Sauria*), les *Cephalobaena* et *Raillietella* V (adultes chez les *Ophidia*).

a) la partie antérieure du corps est primitive : l'ancêtre métamérisé devait avoir une tête suivie de quatre ou cinq anneaux (L. Cuénot) ;

b) la partie postérieure du corps faussement métamérisée est due à l'énorme développement des organes génitaux, lui-même conséquence du parasitisme.

La preuve de cette fausse métamérie se trouve dans l'étude du système nerveux des formes primitives :

Chez les *Cephalobaenida*, la masse nerveuse céphalique est constituée par deux ganglions cérébroïdes unis par une commissure sous-œsophagienne. Le premier ganglion ventral est sous-œsophagien. Il existe au-delà trois ou quatre ganglions mal individualisés (R. Heymons).

Chez les *Porocephalida*, la condensation est totale : il n'existe plus qu'une seule masse ganglionnaire sous-œsophagienne, du moins chez l'adulte, car la larve présente encore des ganglions séparés.

Il faut souligner combien cette structure est évoluée. Les Onychophores présentent au contraire un système nerveux beaucoup plus primitif, où l'on reconnaît facilement l'existence d'un complexe cérébroïde suivi d'une double chaîne de ganglions (une paire de ganglions par segment, ceux-ci étant indiqués par la position des lobopodes).

Les Tardigrades sont également primitifs : le complexe cérébroïde est, chez eux, suivi de quatre ganglions bilobés.

2° LA MUSCULATURE.

Les Pentastomides présentent une musculature striée développée. C'est là une acquisition importante que ne présentent ni les Onychophores, ni les Tardigrades, uniquement pourvus de muscles lisses.

3° SIGNIFICATION DES CROCHETS.

Claus considérait les crochets comme les vestiges des deux dernières paires de pattes des Arachnides, W. Stiles comme les homologues des pièces buccales, F. Noc comme issus de l'évolution des deux paires de pattes de l'embryon.

Il s'agit là, en fait, d'une querelle sans objet. Les pièces buccales des Arthropodes, les pattes également sont issues, nous le savons aujourd'hui, d'une même origine. C'est ainsi que le groupe des Trilobitomorphes nous donne l'image ancestrale de ces formes déjà évoluées : autour de la bouche, les appendices paires du céphalon, biramés, évolueront vers les pièces buccales (Ch. Walcott, C.-E. Beecher). Il est, par conséquent, bien hasardeux d'établir des homologies en s'adressant à des organes très différemment évolués :

Les griffes des Pentastomides ne sont, parmi les groupes connus, comparables qu'aux griffes des lobopodes des Onychophores et aux diplogriffes des « pieds » des Tardigrades. Cette ressemblance est soulignée par l'existence des glandes annexes, qui ne sont pas sans analogie avec la glande crurale des Onychophores.

4° ORGANES SENSORIELS.

Le parasitisme a entraîné l'involution globale des organes sensoriels. Les yeux

développés chez les Onychophores sont réduits, quand ils existent, à deux taches oculaires chez les Tardigrades. Ils manquent chez les Pentastomides.

5° APPAREIL DIGESTIF.

Il est constitué par un tube de triple origine : *stomodaeum* ectodermique avec anneau buccal, *mesenteron* endodermique et *proctodaeum* ectodermique. Une distribution analogue se retrouve chez les autres Arthropodes.

Il n'existe chez les Pentastomides aucune pièce buccale différenciée. Nous noterons toutefois que les Onychophores présentent une bouche à deux paires de lames mandibulaires qui sont l'analogue des griffes d'un membre disparu.

6° APPAREIL CIRCULATOIRE.

Totalement involué chez les Pentastomides et les Tardigrades, l'appareil circulatoire existe chez les Onychophores sous la forme d'un cœur dorsal pourvu d'ostioles.

7° APPAREIL RESPIRATOIRE.

Absent chez les Pentastomides et les Tardigrades, l'appareil respiratoire existe développé chez les Onychophores qui présentent des trachées et des vésicules coxales évaginables jouant un rôle branchial.

8° APPAREIL EXCRÉTEUR.

L'appareil excréteur est encore de type annélidien chez les Onychophores : à la base du lobopode s'ouvre un canal très court, issu d'une vésicule contractile, celle-ci recevant les sécrétions d'un tube contourné, le labyrinthe, prolongé d'un entonnoir à cils vibratiles, lui-même drainant une cavité terminale, le saccule.

Il existe également, dans la cavité générale, des athrocytes (grosses cellules ovoïdes à 1-3 noyaux en filots) et des cellules péricardiales.

L'appareil excréteur est très involué chez les Tardigrades : glandes rectales de Malpighi (*Vasa malpighii*).

Chez les Pentastomides, nous ne relevons que les cellules pariétales, homologues probablement des athrocytes des Onychophores.

9° APPAREIL GÉNITAL.

On trouve deux testicules chez les mâles et deux ovaires chez les femelles des Onychophores. L'ontogénèse de ces êtres est variable : les formes primitives présentent des œufs à vitellus abondant, mais il existe des espèces à œufs déméroblastisés dont le vitellus est très réduit.

On relève un seul testicule chez les mâles et un seul ovaire chez les femelles de Tardigrades. Ici, l'œuf holoblastique présente une segmentation totale et égale.

Cette segmentation totale se retrouve chez les Pentastomides dont l'œuf est vraisemblablement déméroblastisé. L'appareil génital lui-même est assez variable : ainsi, parmi les *Porocephalida*, oppose-t-on les *Porocephaloidea* à testicule unique aux *Linquatuloidea* à testicules séparés.

Il y a là un point qui mérite notre attention : la segmentation spirale des Annélides se retrouve en partie dans la segmentation totale des Arthropodes primitifs (Xiphosures, Pantopodes, Entomostracés, Euphausiacés). Or, les Onychophores (en partie du moins), les Tardigrades et les Pentastomides présentent également cette segmentation totale. Mais est-elle réellement primitive pour ces trois groupes pararthropodiens ? Ceci est très discutable. Certains Onychophores, et ils appartiennent aux deux familles différentes : *Peripatidae* (genre *Eoperipatus* Evans) et *Peripatopsidae* (genre *Peripatoïdes* Pocok), ont un œuf centrolécithe qui subira une segmentation superficielle.

Les Tardigrades s'éloignent d'autre part de tous les *Spiralia* du fait de la formation du mésoderme par entérocelie.

Tout se passe comme si nous étions en présence de plusieurs phylums différents et sans parenté : Onychophores, Tardigrades, Pentastomides, Arthropodes (ces derniers probablement polyphylétiques), tous ces phylums ayant très vraisemblablement cependant une origine commune lointaine responsable de multiples convergences.

En résumé, le tableau suivant, peut-être assez artificiel et incomplet, souligne la survivance des caractères annélidiens chez les trois groupes pararthropodiens :

	ONYCHOPHORES	TARDIGRADES	PENTASTOMIDES
<i>Caractères annélidiens :</i>			
musculature lisse	+	+	O
néphridies à entonnoir à cils vibratiles	+	O	O
yeux formés d'une vésicule close d'origine ectodermi- que	+	O	O
métamérie	primitive.	primitive, avec ré- duction.	pseudométamérie.
parapodes	lobopodes.	lobopodes.	involution progressi- ve des lobopodes.
<i>Caractères arthropodiens :</i>			
mues	+	+	+
appareil buccal	différencié, 2 paires de mandibules.	en ventouse, avec anneaux cuticulaires lamellaires.	anneau scléreux.
cœur à ostioles	+	O	O
	cellules péricardiales athrocytes.		cellules pariétales.
cavité générale	réduite (sacculs né- phridiens, cavité go- nadique).	très réduite (cavité gonadique).	persistante.
système nerveux	primitif.	réduction avec coalescence progressive des ganglions	

SYNTHESE

Il nous faut maintenant établir une synthèse valable.

1° Ancienneté des Pentastomides.

En l'absence de tout document paléontologique, cette connaissance devrait nous être interdite. Or, les faits suivants nous permettent d'y suppléer dans une large mesure :

a) Les formes pararthropodiennes sont connues dès l'algonkien (précambrien). *Xenusion auerswaldae* Pompeckj, 1927, d'une quartzite de Scandinavie, était très probablement un Onychophore, ou peut-être le représentant d'un ordre méconnu et parallèle.

A cette époque existaient déjà, notons-le, des représentants des Annélides, des Crustacés et des Echinodermes.

Il s'ensuit nécessairement que les Pentastomides sont les contemporains de ces êtres et que leur ancienneté ne saurait être postérieure à l'algonkien.

b) Or, à cette époque, il n'existe aucun Vertébré, ceux-ci apparaîtront beaucoup plus tard, au silurien, en particulier au gothlandien supérieur (ludlovien). Ce sont les Ostracodermes, probablement voisins des Cyclostomes.

Dans ces conditions, force nous est ou d'admettre l'existence d'un parasitisme chez les Invertébrés, ou l'existence de formes libres. Nous connaissons certes un Tardigrade parasite (*Tetrakentron synaptae* L. Cuénot, 1892, qui perfore les tentacules du *Leptosynapta galliennei* Hérappath), mais il ne semble pas que ce soit là un fait déterminant, car il s'agit vraisemblablement d'une adaptation tardive.

Il y eut sans doute des formes libres, marines très probablement, qui n'ont pu survivre que par adaptation à la vie parasitaire. Cette adaptation est certainement tardive. A ces formes libres hypothétiques, très primitives, nous donnons provisoirement le nom de *Palaeopentastomida*. Nous pouvons, dans une certaine mesure, en tracer le schéma suivant : espèces (vraisemblablement de petite taille) métamérisées avec système nerveux primitif, mais en voie d'involution (coalescence des ganglions), lobopodes encore nombreux, existence d'un coelome, de néphridies à cils vibratiles, segmentation spiralée. Ce tableau évoque, bien entendu, un Annélide. Mais, il y a là peut-être deux lignées parallèles. En fait, nous ignorons trop de choses : qu'était par exemple l'*Helminthoidichnites*, connu par des traces précambriennes ? Tout ce que nous savons, c'est que, par la suite au silurien, existeront des Annélides évolués : *Eunicites*, *Arabellites*, *Serpula* et *Spirorbis*, et qu'à cet instant, les *Palaeopentastomida* devaient exister sous une forme libre, puisque les hôtes vertébrés n'étaient point encore apparus.

2° Le parasitisme des Pentastomida.

Nous avons vu que le cycle des *Pentastomida* est presque toujours un cycle dihétero-oxène. Or, des remarques très particulières doivent être faites (dans la mesure, bien entendu, de nos connaissances encore réduites) :

1) Les *Cephalobaenida* sont des parasites des Ophidiens et des Lacertiniens, groupes essentiellement voisins. Mais, dans le genre *Raillietiella*, existent des formes qui parasitent à l'état larvaire les Amphibiens. D'autre part, la famille des *Reighardiidae* est

parasite des Oiseaux de mer, à l'état adulte du moins, des Poissons, peut-être, à l'état larvaire.

En d'autres termes, ces formes semblent adaptées primitivement respectivement aux Amphibiens et aux Poissons et secondairement aux Reptiles et aux Oiseaux.

2) Or, si cette progression se retrouve chez certains *Porocephalida* (les *Sebekia* parasites à l'état larvaire des Poissons d'eau douce et à l'état adulte des Crocodiliens), la plupart des *Porocephaloidea* sont inféodés aux Reptiles, le développement larvaire se faisant chez des êtres beaucoup plus évolués que les Reptiles (Mammifères).

3) Enfin, les *Linguatuloidea* sont essentiellement parasites des Mammifères.

Tout se passe comme s'il y avait eu des formes primitives inféodées aux Poissons et aux Amphibiens, qui par la suite ont atteint les Reptiles.

Ainsi, pouvons-nous dresser le tableau suivant :

Il y a là plus qu'une simple coïncidence : les Reptiles constituent l'axe central actuel du groupe, mais leurs parasites sont venus des Poissons et des Amphibiens.

Il nous faut donc évoquer brièvement le destin des Vertébrés.

Si les Cyclostomes sont inconnus à l'état fossile, les Ostracodermes en sont voisins et ils ont vécu entre le silurien supérieur et le dévonien, concurremment avec les Placodermes qui, nous le savons, sont souche des Elasmobranches. Crossoptérygiens et Dipneustes (Choanates) apparaissent au dévonien et survivent encore.

Les Actinoptérygiens (Poissons supérieurs) sont connus (Chondrostéens) dès le permien, mais les Téléostéens sont plus tardifs (lias). Les Choanates sont à la base des Vertébrés tétrapodes. Ainsi, les *Ichthyostegidae* du dévonien supérieur, classés parmi les Stégocéphales, sont issus des Crossoptérygiens. Ce groupe des Stégocéphales précédera, du dévonien au trias, l'apparition des Urodèles (Crétacé supérieur) et des Anoures (Kimméridgien).

Nous reprendrons ici l'hypothèse de Säve-Söderbergh, 1934 : la classe des Choanates montre deux phylums distincts : a) le phylum des Dipneustes, qui donnera naissance aux Urodèles ; b) le phylum des Crossoptérygiens qui, par l'intermédiaire des Stégocéphales et des Anoures, donnera naissance aux Amniotes.

La généalogie de ceux-ci mérite une brève évocation. Dès le carbonifère supérieur, trois phylums sont déjà individualisés :

- les Mésosauriens, source peut-être des Ichthyosauriens (trias, crétacé) ;
- les Pélycosauriens, dont la destinée sera brève, et qui s'éteindront au permien ;
- les Cotylosauriens enfin dont l'avenir sera tout différent et qui donneront naissance à de nombreux rameaux :
 - Sauroptérygiens (trias-crétacé inférieur) ;
 - Chéloniens (permien-actuel) ;
 - Eosuchiens (permien-jurassique) ;
 - Ornithosuchiens (trias), source des Lacertiniens (trias-actuel), et des Ophiidiens (trias-actuel), des Rhynchocéphaliens (trias-actuel), des Sauropodiens (trias-crétacé), des Ornithischiens (jurassique-crétacé), des Crocodiliens (jurassique-actuel), des Ptérosauriens (jurassique-crétacé), des Oiseaux enfin (jurassique-actuel) ;
 - Thérapsiens (permien-trias), souche des Mammifères (trias-actuel).

La filiation des Pentastomides nous apparaît, semble-t-il, maintenant plus clairement :

Un premier rameau a dû s'adapter aux Actinoptérygiens et aux Crossoptérygiens (au dévonien-permien), puis s'épanouir parmi les Stégocéphales pour gagner par la voie des Ornithosuchiens les Lacertiniens et les Ophiidiens. Les *Cephalobaenida* actuels en sont les lointains survivants.

Mais, un second rameau (parallèle, ou issu du précédent, nous l'ignorons absolument) a surgi parmi les Cotylosauriens beaucoup plus tard (au permien-trias). Son destin devait être infiniment plus varié : les *Porocephalida* actuels si hétérogènes évoquent une histoire mouvementée.

Le groupe a évolué durant la fragmentation de la Gondwanie. Nous commençons à peine à saisir les différentes phases de cette évolution.

Le règne des Cestodes devait, par une sorte de balancement, amener l'extinction des Pentastomides. Les deux groupes parasites ont entre eux une homologie qui dépasse largement le cadre de la zoologie classique.

D'un groupe qui a été sans aucun doute puissant et varié au secondaire, nous ne connaissons aujourd'hui que quelques espèces relictives dont la valeur pour nous est considérable : ce sont les témoins d'un monde disparu.

Bibliographie

- ABILDGAARD, 1789. — *Zool. dan.*, III, 52 pl., 108.
- BLAINVILLE (H.-D. DE), 1824. — *Appendice au « Traité zoologique et physiologique sur les vers intestinaux de l'homme », par M. Bremser ; trad. Grundler, Paris, 501-553, Atlas.*
- BLANCHARD (R.), 1888-1890. — *Traité de Zoologie médicale*, II.
- BOSC, 1811. — *Bull. Soc. Philomatique*, n° 44, 269, pl. 2, fig. 1.
- BREINL (A.) et HINDLE (E.), 1909. — A new *Porocephalus* (*P. cercopitheci* n. sp.). *Ann. Trop. Med. and Paras.*, II.
- BRUES (C. T.), 1942. — Occurrence of *Porocephalus crotali* Humboldt in Florida. *Ohio JI Sc.*, XLII, 112.
- BRUMPT (E.), 1936. — *Précis de Parasitologie*, II, 1105.
- CHABAUD (A.-G.) et CHOQUET (M.-T.), 1954. — Nymphes du Pentastome *Gigliolella* (n. gen.) *brumpti* (Giglioli, 1922) chez un Lémurien. *Rev. Parasitologia*, XV (4), 331-336, 2 fig.
- CHABERT, 1767. — *Maladies vermineuses*, 2^e édit., 39-41.
- CREPLIN, 1829. — *Nouvelles observations d'Entozoaires*, 76.
- CUÉNOT (L.), 1949. — *Traité de Zoologie* de P.-P. Grassé, VI, 3-75.
- CURASSON (G.), 1929. — Sur le mode de développement et sur quelques hôtes nouveaux de Porocéphales. *Bull. Soc. Path. Exot.*, XXII, 255-257.
- CUVIER (G.), 1817. — *Règne animal*, 1^{re} édition, IV, 35.
- CUVIER (G.), 1830. — *Règne animal*, 2^e édition.
- DEVOS (R.), 1939. — Deux Porocéphales de crocodiles du Luapula. *Ann. Soc. belge Méd. Trop. Bruxelles*, XIX, 193-195, 2 pl.
- DIESING, 1835. — Monographie du genre Pentastome. *Ann. d. Wien. Mus.*
- DOLLFUS (R.-Ph.), 1950. — *Armillifer* L.-W. Sambon, 1922 tombe en synonymie de *Nettorhynque* H.-D. de Blainville, 1824. *Ann. Paras.*, 130-131.
- DOLLFUS (R.-Ph.) et CANET (J.), 1954. — Sur un Pentastomide, *Railietiella* (*Heymonsia*) *hemidactyli* M.-L. Hett, 1934, supposé susceptible de parasiter l'homme consécutivement à l'ingestion de lézards vivants. *Bull. Soc. Path. Exot.*, XLVII (3), 401-407.
- DUJARDIN (F.), 1845. — *Histoire naturelle des Helminthes ou vers intestinaux*, Roret édit., Paris, 299-309.
- FAIN (A.), 1960. — Diagnoses de deux nouveaux Pentastomidés du Congo belge. *Rev. Zool. Bot. Afr.*, LXI (1-2), 117-118.
- FAIN (A.), 1961. — Les Pentastomides de l'Afrique centrale. *Musée Royal de l'Afrique centrale, Tervuren*, Ann. sér. in-8° (Sc. Zool.), n° 92, 1-115.
- FAIN (A.) et MORTELMANS (J.), 1960. — Observations sur le cycle évolutif de *Sambonia lohri-*

- mani* chez le varan. Preuve d'un développement direct chez les Pentastomides. *Bull. Acad. Roy. de Belgique* (Cl. des Sciences), 5^e série, XLVI (6), 518-531, 12 fig.
- FERNANDO (W.), 1953. — Notes on two larval (nymphal) linguatulids from Ceylan. *J. Sc.*, 155-156, pl. 34-35.
- FONSECA (F. DE), 1938. — Observações sôbre a ciclo evolutivo de *Porocephalus clavatus* especialmente sobre o seu tropismo em cobraias. *Bol. Biol. São-Paulo*, N.S. III, 157-163, 9 fig.
- FRANCHINI et GIORDANO, 1929. — *Patologia tropicale*. Bologna, La Grafolito.
- FRÖLICH (J. A.), 1789. — Beschreibung einiger neuer Eingeweidewürmer. *Der Naturforscher*, II, Halle, XXIV, 148, fig., 11-15, et XXV, 101.
- GEDOELST (L.), 1921. — Un Linguatulide nouveau parasite d'un Batracien. *Records of the Indian Museum*, XXII, part I, 25-26.
- GELORMINI (N.) et ROVEDA (R. J.), 1938. — *Linguatula serrata*. *Inst. Paras. Fac. Ag. Veter.*, Buenos-Aires, I, 3-12, 4 pl.
- GIGLIOLI (G.), 1922. — *Armillifer brumpti* n. sp., nouvelle espèce de Linguatulidé de Madagascar. *Bull. Soc. Path. Exot.*, XV, 565-572.
- GIGLIOLI (G.), 1927. — Observations sur la morphologie de l'œuf et de l'embryon chez *Porocephalus clavatus* (Wyman, 1845, Sambon, 1910). *Bull. Soc. Path. Exot.*, XX, 260-270, 6 fig., pl. IV.
- GMELIN (J.-F.), 1800. — *Systema naturae*, 3069.
- GOMEZ (L.), 1945. — Artroparasitos de la región penibética. *Rev. Ibérico Parasit. Granada*, Tom. extraord., 73-105, pl. 1 et 2.
- GRÉTILLAT (S.) et BRYGOO (E.-R.), 1959. — *Raillietiella chamaeleonis* n. sp., première espèce de *Cephalobaenidae* (Pentastomida) signalée à Madagascar. *Ann. Paras.*, XXXIV (1-2), 112-120, 12 fig.
- HÄFFNER (V.), 1924. — Die systematische Stellung der Linguatuliden. *Zool. Anz.*, LXI, 209.
- HETT (M. L.), 1915. — On a new species of Pentastomida from a North African Snake (*Zamenis ravergeri*). *Qu. Jl Micro. Sc.*, LXI (2), 185-200.
- HETT (M. L.), 1915. — On some new pentastomids from the Zoological Society Gardens London. *Proc. Zool. Soc. London*, 115-121.
- HETT (M. L.), 1921. — Notes on a small collection of Pentastomids from the Indian Museum, Calcutta. *Rev. Ind. Mus.*, XXII (3), 163-164.
- HETT (M. L.), 1924. — On the family *Linguatulidae*. *Proceed. Zool. Soc. London*, (I), 107-159.
- HETT (M. L.), 1924. — Zoological Results of the third Tanganyika Expedition. Report on the *Linguatulidae*. *Proc. Zool. Soc. London*, (I), 161.
- HETT (M. L.), 1934. — On a collection of Linguatulids from Burma with description of a new subgenus. *Proc. Zool. Soc. London*, 427-431.
- HEYMONS (R.), 1922. — Beitrag zur Systematik und Morphologie der Zugenwürmer. *Zool. Anz.*, 55.
- HEYMONS (R.), 1926. — Beiträge zur Kenntnis der Gattung *Raillietiella* Samb. *Zool. Anz.*, XLVII, 45-56.
- HEYMONS (R.), 1932. — Ein neue Pentastomida von den Philippinen. *Zool. Anz.*, XCVII, 295-299.
- HEYMONS (R.), 1932. — Ein Beitrag zur Kenntniss der Pentastomida Australiens und benacharter Gebiete. *Zeitschr. f. Parasitenk.*, IV (3), 409-430.
- HEYMONS (R.), 1935. — Pentastomida. *Bronns Klassen u. Ordnungen des Tierreichs*, Leipzig, Bd I, 1-268 pp., 35 fig.

- HEYMONS (R.), 1939. — Beiträge zur Systematik der Pentastomiden. II. Einige Bemerkenswerte Pentastomiden aus Lacertilien. *Zeitschr. f. Parasitenk.*, X (6), 675-690.
- HEYMONS (R.), 1939. — *Idem*. III. Pentastomiden mit spiralig gekrümmten Körper formen. *Zeitschr. f. Parasitenk.*, VIII, 77-94.
- HEYMONS (R.), 1940. — Ueber Afrikanische Pentastomida mit besonderer Berücksichtigung der neueren Funde ihres Vorkommens im Belgischen Kongo Stadt und in Kamerun. *Rev. Zool. Bot. Afric. Bruxelles*, XXXIII (2), 201-224, 2 fig.
- HEYMONS (R.), 1940. — Ueber die Lebensweise der in Krokodilen vorkommenden Pentastomida. *Sitzungs Ber. Gesellsch. Naturf. Freunde Berlin*, 1940-1941, 253-263.
- HEYMONS (R.), 1941. — Beiträge zur Systematik der Pentastomiden. IV. Zur Kenntnis der *Sambonidae*. *Zeitschr. f. Parasitenk.*, XII, 317-329, 3 fig.
- HEYMONS (R.), 1941. — *Idem* IV. Die Typenexemplare von *Diesingia megastoma*. *Zeitschr. f. Parasitenk.*, XII (3), 330-335, 5 fig.
- HEYMONS (R.), 1942. — *Idem*. VI. Die Arten der Gattung *Alofia* im Vergleich mit *Sebekia*. *Zeitschr. f. Parasitenk.*, XII (4), 419-432, 7 fig.
- HEYMONS (R.), 1942. — Der Nasenwurm des Hundes (*Linguatula serrata* Frölich), seine Wirte und Beziehungen zur Europäischen Tierwelt, seine Herkunft und praktische Bedeutung auf Grund unsere bisherigen Kenntnisse. *Zeitschr. f. Parasitenk.*, XII, 605-618, 8 fig.
- HEYMONS (R.), 1943. — Pentastomida. *Exploration Parc National Albert, Bruxelles*, Mission G. de Witte, XLIII.
- HEYMONS (R.), VITZTHUM (H. Gr.), 1938. — Neue und wenig bekannte Pentastomiden aus Amerika. *Zoll. Anz.*, CIX (5-6), 150-158, 6 fig.
- HEYMONS (R.), VITZTHUM (H. Gr.), 1936. — Beiträge zur Systematik der Pentastomiden. *Zeitschr. f. Parasitenk.*, VIII, 1-103.
- HILL (H. R.), — The occurrence of Linguatulids in Pythons. *Bull. S. Calif. Acad. Sc.*, XXXIII, 117-192, 4 pl.
- HILL (H. R.), 1948. — Annotated bibliography of the Linguatulida. *Bull. S. Acad. Sc.*, XLVII, 56-73.
- HOBMAIER (A. et M.), 1940. — On the life cycle of *Linguatula rhinaria*. *Am. J. Trop. Med. Baltimore*, XX, 199-210.
- HOYLE (W. E.), 1883. — On a new species of *Pentastomum* (*P. protelis*) from the mesentery of *Proteles cristatus*, with account of its anatomy. *Trans. Roy. Soc. of Edinburg*, XXXII, 165-193, pl. XXVII-XXVIII.
- HUMBOLDT (A. VON), 1799. — *Ansicht. d. Natur.*, 1^{re} édit., 162 et 227.
- HUMBOLDT (A. VON), 1809. — *Rec. Observ. de Zoologie et d'Anatomie comparée*, fasc. 5 et 6, n° 17, 298.
- KEEGAN (H. L.), — Observations on the Pentastomid *Kiricephalus coarctatus* (Di Sambon, 1910). *Trans. Amer. Micr. Soc. Men.*, LXII, 194-199.
- KEEGAN (H. L.), 1943. — Some host records from the parasitological collection of the state University of Iowa. *Bull. Brooklyn. Ent. Soc.*, XXXVIII, 54-57, 2 fig.
- KISHIDA (K.), 1928. — A new Linguatulid *Armillifer yoshidai* with notes on the *Porocephalidae*. *Annot. Zool. Japon*, XI (4), 369-405.
- LAMARCK (J. B. DE), 1816. — *Histoire naturelle des Animaux sans vertèbre*. Edit. III, 174.
- LARROUSSE (F.), 1925. — Larve de *Linguatulidae* parasite de *Bufo mauritanicus*. *Arch. I.P. Tunis*, XIV, 101-105.
- LEUCKART (R.), 1860. — Bau und Entwicklungs geschichte der Pentastomen nach Unter-

- suchungen besonders von *Pentastoma taenioides* and *Pentastoma denticulatum*, Leipzig und Heidelberg.
- MACALISTER (A.), 1874. — On two new species of *Pentastoma*. *Proceed. of Roy. Irish Academy. II. Science*, 62, pl. II, fig. 11-13; pl. III, fig. 14.
- MAHON (J.). — A new species of *Raillietiella* a pentastomid from the bearded lizard *Amphibolurus barbatus* (Cuv.). *Proc. Zool. Soc. London*, CXXIV, 509-516, 1-6.
- MARAMBIO (J. A.), 1946. — Contribución al estudio de los metazoos parasitos del perró. *Agríc. Chile*, IV, 59-71.
- MONIEZ (R.), 1896. — *Traité de Parasitologie animale et végétale appliqué à la Médecine*, 577.
- MOUCHET (R.), 1914. — Note sur *Porocephalus moniliformis*. *Bull. Soc. Path. Ex.*, VII, 497-501 et *Arch. f. Sch. u. Trop. Hyg.*, 1913.
- NEUMAN (G.), 1899. — Sur les Porocéphales du chien et de quelques mammifères. *Arch. Parasit.*, II, 356-361.
- NEVEU-LEMAIRE (M.), 1938. — *Traité d'Entomologie médicale et vétérinaire*. Paris, Vigot édit., 153-173.
- NICOLI (R. M.), GOLVAN (Y.), 1959. — Sur une petite collection de *Porocephalidae* (Pentastomida) en provenance de l'Angola. Première note. *Bulletin de la Société de Pathologie exotique*, LII, 145-146.
- NICOLI (R. M.), GOLVAN (Y.), 1962. — Pentastomides de l'Angola. *Publ. cult. Co. Diam. Ang. Lisboa*.
- NOC (F.), 1922. — Infestation massive de la genette du Sénégal par des larves de Porocéphales. *Bull. Soc. Path. Exot.*, XIII, 621-631, pl. I-III.
- NOC (F.), 1923. — Sur l'embryon acariforme et les stades larvaires des Linguatulides. *Bull. Soc. Path. Exot.*, XIV, 16.
- NOC (F.), CURASSON (G.), 1920. — Contribution à l'étude de l'évolution biologique de *Porocephalus armillatus* Wyman. *Bull. Soc. Path. Exot.*, XIII (8), 656-659.
- NOC (F.), GIGLIOLI (G.), 1922. — Linguatulids parasitics in Monitors. The new genus *Sambonia*. *Journ. Trop. Med. Hyg.*, XV, 276-286.
- PAPADAKIS (A. M.), 1958. — Human infestation with *Linguatula serrata*. *Trans. Roy. Soc. Trop. Med. Hyg.*, LII (4), 307.
- PARODI (S.), MAZZA (S.), 1928. — Nota sobre la *Linguatula serrata* Frölich. 4^e Reun. Soc. Arg. Pat. Reg. Norte in *Bol. Inst. Clin. Buenos-Aires*, 642-643, 2 fig.
- PENN (G. H. Jr), 1942. — The life history of *Porocephalus crotali* a parasite of the Louisiana Muskrat. *Jl Paras. Urbana*, XXVIII, 277-283, 2 fig.
- PENN (G. H. Jr), MARTIN (E. C.), 1941. — The occurrence of porocephaliasis in the Louisiana Muskrat. *Jl Wildlife Management*, V, 13-14.
- PINTO (C.), 1938. — *Zooparasitos de Interesse medico e veterinario*, Rio-de-Janeiro.
- PUJATTI (D.), 1949-1950. — Intorno alla *Raillietiella orientalis* Hett. (Pentastomida) e a suo nuovo ospite intermedio. *Riv. Biol. Colon.*, X, 23-26, 1 fig.
- PUJATTI (D.). — *Nesocia bandicota* Bechstein (Muridae) ospite intermedio della *Linguatula serrata* Frölich. *Natura Milano*, XL, 18-22, 1 fig.
- PULLAZ (E. M.), 1936. — A note on the occurrence of *Linguatula serrata* Frölich, 1789 in Australia. *Austr. Vet. Sc. Sydney*, XII, 61-64.
- RODHAIN (J.), VUYLSTOKE (C.), 1932. — Contribution à l'étude des Porocéphales des Crocodiles africains. *Rev. Zool. Bot. Afr.*, XXIII, 1-11.
- ROVEDA (R. J.), 1948. — *Pentastoma gracile* Diesing, 1835. *Rev. Fac. Agron. Veter.*, Buenos-Aires, XII, 47-50.

- RUDOLPHI, 1808-1809. — *Histoire naturelle des Entozoaires*, II, 1-440, pl. 12, fig. 8-12.
- RUDOLPHI 1819. — *Entozoorum synopsis*.
- SAMBON (L. W.), 1922. — A synopsis of the family *Linguatulidae*. *Jl Trop. Med. Hyg.*, XXV, 188-206 et 391-428.
- SELF (J. T.), 1951. — The auxiliary hooks in *Porocephalus crotali* Humboldt. *Trans. Am. Micr. Soc.*, LXX, 255-261, 1 fig.
- SELF (J. T.), KUNTZ (R. E.), 1957. — Pentastomids from african Reptiles and Mammals and from Reptiles of Florida Island, British Salomon Islands (South Pacific). *The Jl f. Parasit.*, XLIII (1), 194-200.
- SELF (J. T.), MC MURRY (F. B.), 1948. — *Porocephalus crotali* Humboldt (*Pentastomida*) in Oklahoma. *Jl Parasit.*, XXXIV, 21-23, 4 fig.
- SHIPLEY (A. E.), 1898. — An attempt to revise the family *Linguatulidae*. *Arch. Parasit.*, I, 52-80, fig.
- SOUTHWELL (T.), 1924. — On a collection of Linguatulids in the Liverpool Sch. of Tropical Medicine. *Ann. Trop. Med. Parasit.*, XVIII, 515-533.
- STILES (C. W.), 1891. — Bau und Entwicklungsgeschichte von *Pentastomum proboscideum* Rud. und *Pentastomum subcylindricum* Dies. *Zeitschr. f. Wissensch. Zoolog.*, LII, 85-157.
- STILES (C. W.), HASSALL (A. SD), 1928. — *Key catalogue of parasites reported for Primates, Monkeys and Lemur*, 479.
- TUBANGUI (M. A.), 1924. — Two larval parasites from the Philippine palm civet (*Paradoxurus philippinensis*). *Phil. Jl Sc.*, XXIV, 749-753.
- TUBANGUI (M. A.), MASILUNGAN (V. A.), 1936. — Notes on Philippine Linguatulids (*Arthropoda. Pentastomida*). *Phil. Jl Sc.*, LX, 399-403, 3 fig.
- VAN BENEDEN (P. J.), 1849. — Recherches sur l'organisation et le développement des Linguatules. *Mém. Acad. de Bruxelles, Ann. Sc. Nat.*, 3^e série.
- VANDEL (M.), 1949. — Embranchement des Arthropodes. Généralités. In Grassé P.-P. *Traité de Zoologie*, VI, 79-158.
- VAN DEN BERGHE (L.), 1939. — Observations nouvelles sur le développement des Porocéphales. *Trav. St. Zool. Wimereux. Vol. jub. M. Caullery*, XIII, 39-45, 1 fig., 1 pl.
- VENARD (C. E.), BANGHAM (R. V.), 1941. — *Sebekia oxycephala* (*Pentastomida*) from Florida fishes and some notes on the morphology of the larvae. *Ohio Jl Sc.*, XLI, 23-28, 1 pl.
- WALTON (A. C.), 1947. — Parasites of the *Ranidae* (*Amphibia*). *Jl Parasit.*, XXXIII, 25-27.
- WITTICK (R.-J.), 1943. — *Aracknida: Pentastomida* in Smart: Handbook identif. of Insects of medic. import. London.
- WOODLAND (W. N.), 1920. — On a remarkable new species of *Porocephalus* (*P. pomeroyi* n. sp.) from the fore-gut of a nigeria cobra. *Parasit.*, XII, 337-340.
- WOODLAND (W. N.), 1923. — *Porocephalus pomeroyi*. *Jl Trop. Med. Hyg.*, XXVI, 45.
- WYMAN (J.), 1845. — *Proceedings of Boston Society*, II, 295.
- YUTRA (L. M.), 1954. — The occurrence of a nymphal Linguatulid (*Arthropoda, Pentastomida*) in the lungs of the domestic cat. *Phil. Jl*, LXXXIII, 119-121, 1 pl.
- ZEDER, 1803. — *Naturgesch.*, 372.
- ZENKER (J. C.), 1827. — *Parasitae corporis humani internae seu vermes intestinales hominis, Lipsiae*, VIII + 1112 pp.

(Laboratoire de Parasitologie, Faculté de Médecine de Marseille)