REVUE CRITIQUE

Biologie des Pentastomides

Par R.-M. NICOLI et J. NICOLI *

INTRODUCTION

Les Pentastomides constituent un groupe très original et très énigmatique.

Tous parasites — et à tous les stades pratiquement de leur existence —, ces êtres sont universellement répandus, mais, de loin, plus fréquents dans les régions chaudes de l'ancien et du nouveau monde. Ils sont également très diversifiés (avec vraisemblablement deux phylums indépendants : *Cephalobaenida* et *Porocephalida*), mais les espèces restent peu nombreuses : une soixantaine environ.

Les Pentastomides posent au naturaliste des problèmes difficiles, souvent encore non résolus. Nous désirerions évoquer ceux-ci dans ce rapport à la lumière des travaux très nombreux et très dispersés (six cents environ depuis la fin du XVIII^e siècle) qui leur ont été consacrés.

Nous étudierons donc successivement :

- 1) La répartition géographique des Pentastomides,
- 2) leur adaptation morphologique,
- 3) leur adaptation biologique à la vie parasitaire.

PREMIÈRE PARTIE

LA REPARTITION GEOGRAPHIQUE DES PENTASTOMIDES

La répartition géographique des Pentastomides est encore mal connue. Trop d'auteurs anciens — et même modernes — se contentent d'indications vagues, ce qui rend la synthèse biogéographique aléatoire. Peut-être, à la suite de L. W. Sambon (1922), serait-il indiqué de confondre la répartition d'une espèce de Pentastomide avec celle de son hôte (ou de ses hôtes) définitif : L. W. Sambon distingue ainsi des espèces orientales, éthiopiennes, néotropicales, néarctiques, paléarctiques, australiennes.

(*) Ce travail a fait l'objet d'un rapport au 1^{er} Congrès international de Parasitologie, Rome, 1964.

Toutefois, les deux divisions fondamentales — Céphalobaenidés et Porocéphalides — montrent très curieusement une distribution comparable :

a) un certain nombre d'espèces groupé en plusieurs genres relativement voisins et localisé aux territoires de l'antique Gondwanie (Amérique du Sud, Madagascar, Indes, Australie), avec cependant des rameaux isolés vers le nord (Amérique centrale, Amérique septentrionale, région méditerranéenne, Europe), et vers l'est (Indo-Malaisie, Pacifique) ;

b) très à part, un seul genre isolé dans une famille ou même une superfamille, genre qui est alors cosmopolite. Cette extension extrême est d'ailleurs le fait de l'hôte définitif (oiseaux et mammifères) (*).

Il est donc possible d'opposer les premiers genres dont la forme adulte est inféodée aux poïkilothermes au genre unique dont la forme adulte est inféodée aux homéothermes, et cela dans chacune des deux divisions Céphalobaenides et Porocéphalides.

Cephalobaenida :

deux familles :

Cephalobaenidae avec quatre genres dont trois localisés (*Cephalobaena*, *Megadrepánoïdes*, *Mahafaliella*) (Amérique du Sud, Pacifique, Madagascar) et un plus largement répandu (*Raillietiella*),

Reighardiidae avec le seul genre *Reighardia* cosmopolite,

Porocephalida :

cinq familles :

Sebekiidae avec quatre genres localisés (*Diesingia*, *Sebekia*, *Alofia*, *Leiperia*),

Subtriquetridae avec un genre localisé (*Subtriquetra*),

Samboniidae avec trois genres localisés (*Sambonia*, *Elenia*, *Waddycephalus*),

Porocephalidae avec six genres localisés (*Porocephalus*, *Kiricephalus*, *Armillifer*, *Cubirea*, *Gigliolella*, *Ligamifer*),

Linguatulidae avec le seul genre *Linguatula* cosmopolite.

DEUXIÈME PARTIE

L'ADAPTATION MORPHOLOGIQUE DES PENTASTOMIDES

L'Ontogénèse des Pentastomides.

L'évolution des Pentastomides est souvent encore bien mal connue. Quelques espèces seulement ont été l'objet de recherches à peu près complètes (*) :

(*) Nous adoptons ici, malgré les discussions dont elle peut être l'objet et à titre d'hypothèse de travail, la théorie gondwanienne précédemment émise en 1922 par L. Giglioli pour les Pentastomides.

(*) Il semble bien, de plus, que G. Neumann, 1899, ait observé une jeune larve de stade II d'*Armillifer armillatus* parasitant accidentellement un chien.

Le tableau ci-dessous résume ces faits :

	Nombre d'espèces	Poikilothermes	Homéothermes	Amérique du sud	Afrique du sud	Madagascar	Indes	Australie	Extension nord-Amérique	Extension ancien monde	Extension Indo-Malaisie Pacifique	Cosmopolite
CEPHALOAENIDA :												
<i>Cephalobaenidae</i>												
<i>Cephalobaena</i> R. Heymons, 1922	1	+		+								
<i>Raillietiella</i> L. W. Sambon, 1910	20	+		+	+	+	+	(+)	+	+	+	
? <i>Megadrepnoïdes</i> J. Self et R. E. Kuntz, 1957 ...	2	+									+	
<i>Mahafaliella</i> E. R. Brygoo, 1963	1	+				+						
<i>Reighardiidae</i>												
<i>Reighardia</i> Ward, 1899 ...	1		+									+
POROCEPHALIDA :												
<i>Sebekiidae</i>												
<i>Diesingia</i> L. W. Sambon, 1922	1	+		+								
<i>Sebekia</i> L. W. Sambon, 1922.	7	+		+	+		+					
<i>Alofia</i> G. Giglioli, 1922 ..	5?	+		+			+			?	?	
<i>Leiperia</i> L. W. Sambon, 1922	2	+		+	+							
<i>Subtriquetridae</i>												
<i>Subtriquetra</i> L. W. Sambon, 1922	2	+		+			+					
<i>Samboniidae</i>												
<i>Sambonia</i> F. Noc. G. Giglioli, 1922	1	+			+		+				?	
<i>Elenia</i> R. Heymons, 1932 ..	2	+						+			+	
<i>Waddycephalus</i> L. W. Sambon, 1922	2	+						+			+	
<i>Porocephalidae</i>												
<i>Porocephalus</i> A. von Hum- boldt, 1809	5	+		+	+							
<i>Kiricephalus</i> L. W. Sambon, 1922	3	+		+		+	+	+	+			
<i>Armillifer</i> L. W. Sambon, 1922	3	+			+		+				+	
<i>Cubirea</i> K. Kishida, 1929 ..	2	+			+							
<i>Gigliolella</i> A. G. Chabaud et M. T. Choquet, 1954 ..	1	+				+						
<i>Ligamifer</i> R. Heymons, 1922	1	+					+	?			+	
<i>Linguatulidae</i>												
<i>Linguatula</i> J. A. Frölich, 1789	4		+									+

Linguatula serrata (J. A. Frölich, 1789), étudiée en 1860 par R. Leuckart à la suite des travaux de P. J. Van Beneden (1848) et T. D. Schubaert (1853).

Porocephalus clavatus (J. Wyman, 1845), étudié par C. W. Stiles (1891) L. Giglioli (1927), L. Van den Berghe (1939), G. H. Penn Jr (1942) et tout récemment J. H. Esslinger (1962) à la suite d'infestations expérimentales sur le rat.

Sambonia lohmanni (L. W. Sambon, 1910), dont les stades élémentaires sont connus depuis l'observation de A. Fain et J. Mortelmans (1960).

Mais, le plus souvent, nous ne connaissons bien que les adultes, les embryons et les larves infestantes, les stades intermédiaires étant inconnus.

I. L'adulte sexué est inféodé aux voies respiratoires supérieures des reptiles, parfois des Amphibiens, exceptionnellement des oiseaux (genre *Reighardia*) et des Mammifères (genre *Linguatula*).

Il y aurait polyspermie : 2 à 4 spermatozoïdes pour un ovule. La copulation, de longue durée, en tête-bêche, avec pénétration des deux filaments pénien, a été décrite par F. Noc et G. Curasson, 1920, chez *Armillifer armillatus*.

Ces œufs à membrane externe mince présentent une segmentation totale et sont probablement déméroblastisés. Ils sont rejetés à l'extérieur.

II. L'embryon, sur le point d'éclore, est enfermé dans trois enveloppes, dont la moyenne présente au pôle dorsal de l'embryon une petite plaque discoïdale l'*Operculum* (L. Giglioli, 1927) ou facette de Schubart (facette dorsale, croix dorsale de Leuckart, pore) dont la nature reste énigmatique. Il est probable que cette plaque correspond à un canalicule mettant en rapport les tissus embryonnaires et la grande cavité de l'œuf (L. Giglioli, 1927).

L'embryon (λI = larve acariforme = larve tardigradiforme = larve primaire) après éclosion montre un aspect bien caractéristique : trois sillons transversaux divisent le corps en quatre segments (C. W. Stiles), deux de ces segments étant pourvus chacun d'une paire de « pattes » terminées par deux griffes.

Au pôle antérieur de l'embryon, existent plusieurs pièces chitineuses constituant l'appareil perforant (= perforatorium).

Au pôle postérieur, un prolongement caudal plus ou moins bifide, et que F. Noc, 1923, a considéré comme l'ébauche d'une 3^e paire de pattes.

En fait, il existe de grosses différences entre les embryons des Céphalobaenides et les embryons des Porocéphalides. Nous les résumons dans le tableau suivant (A. Fain, 1961) =

L'organisation des embryons est déjà assez complexe (ganglion nerveux double, intestin borgne, cellules glandulaires, deux grosses cellules génitales).

En fait, l'embryon des Pentastomides reste assez mal connu et l'unanimité reste souvent à faire entre les divers observateurs : les divergences portent d'ailleurs essentiellement sur les homologies pouvant exister entre les organes embryonnaires vestigiaux et les organes correspondants des Arthropodes supérieurs. Ainsi, récemment (1959-

	<i>Cephalobaenida</i>	<i>Porocephalida</i>
griffes	deux inégales	deux égales ou subégales un
coxa	un anneau basal chitineux sur lequel s'articule le tarse également annulaire	axe chitineux en cupule échancré ventralement
anneau buccal	en trapèze	long et étroit
perforatorium	1 stylet médian à 2 pointes. 3 paires d'aiguillons latéraux	1 stylet médian simple 2 stylets latéraux en Y pourvue chacun d'une glande annexe
appendice caudal	long, bifurqué à 2 longues griffes	court à 2 épines réduites

1963), G. Osche, étudiant l'embryon très particulier de *Reighardia sterna*, a considéré les deux extrémités comme des mandibules et des maxilles, des renflements antérieurs étant homologués à des antennes. Nous ne saurions, dans le cadre étroit de ce rapport, nous attarder sur cet intéressant problème.

Les larves primaires perforent le tube digestif de l'hôte et gagnent des organes variés, en particulier des séreuses (plèvre, mésentère).

Le rôle du système porte a été souligné dès 1927, par L. Giglioli.

III. Chez l'hôte intermédiaire, une première mue prive la larve de ses griffes, de son appareil buccal, du perforatorium. C'est la première involution parasitaire.

Ainsi apparaît la larve secondaire (λ II = nymphe I des auteurs anglo-saxons), encore très souvent inconnue et dont le destin sera très particulier.

En effet, la larve secondaire va subir une série de mues et présenter une évolution spéciale :

a) involution totale des organes internes primitifs de l'embryon (histolyse) ;

b) réapparition du tube digestif, d'abord, rudimentaire, puis d'un ganglion nerveux unique, de grosses cellules glandulaires et d'une glande génitale allongée et flexueuse (histogénèse).

Il existe donc une série de stades successifs séparés par des mues. Les travaux récents de J. H. Esslinger (1962), reprenant les observations de G. H. Penn Jr (1922) chez *Porocephalus clavatus* ont montré qu'il existait la succession suivante chez cette espèce :

larve primaire :

λ I : primary larva 1^{re} mue

larve secondaire :

λ II : nymph I	2 ^e mue
λ III : nymph II	3 ^e mue
λ IV : nymph III	4 ^e mue
λ V : nymph IV	5 ^e mue
λ VI : nymph V	6 ^e mue

larve infestante :

λ VII : nymph VI.

adulte (σ ou φ).

Chacun de ces stades étant caractérisé morphologiquement et la segmentation apparaissant chez λ V.

Chez *Sambonia lohrmanni*, la segmentation est déjà visible chez λ IV (A. Fain et J. Mortelmans, 1960).

IV. La larve infestante (*) est semblable à l'adulte mais elle est plus petite et ne possède encore que des ébauches sexuelles.

Lorsque l'hôte définitif absorbe la larve infestante, celle-ci effracte la paroi intestinale, gagne le poumon où elle perd ses derniers attributs larvaires (épines abdominales, griffes « nymphales »). C'est ainsi alors qu'elle acquiert ses organes génitaux définitifs se transformant en mâle ou femelle.

Les derniers stades évolutifs sont caractérisés par l'apparition de la métamérisation :

Avec L. Cuénot (1949), nous distinguons deux régions :

a) le *Prosoma* (tête) ;

b) le *Metasoma* (tronc ou abdomen), annelé, le nombre des anneaux étant d'ailleurs légèrement variable parmi les individus d'une même espèce.

Cette métamérisation est d'ailleurs secondaire (fausse métamérisation) et provient de l'allongement de la partie postérieure du corps :

a) le *Prosoma* montre la bouche et quatre crochets de fixation qu'on assimile volontiers à des membres involués mais dont la nature est en réalité très hypothétique.

Nous les avons rapprochés après L. Cuénot des griffes des lobopodes des Onychophores et des diplogriffes des « pieds » des Tardigrades (R. M. Nicoli, 1963) ;

b) le *Metasoma* est très allongé. A son niveau, s'ouvre le gonopore à un niveau variable (**) et l'anus.

Mais ce qui caractérise ces stades, c'est essentiellement l'intense involution due au parasitisme (seconde involution parasitaire). De nombreux organes manquent : on

(*) C'est le stade que nous avons désigné par ailleurs, à regret, sous le terme λ III et connu souvent sous le nom de « nymphe » en raison de son enkystement fréquent.

(**) L'orifice génital mâle est antérieur et ventral. L'orifice génital femelle est antérieur et ventral chez les *Cephalobaenida* (femelles progynes), postérieur sur l'anneau distal (femelles opisthogynes) ou sur les anneaux précédents (femelles hétérogynes) chez les *Porocephalida*.

ne note ni appareil circulatoire (la circulation est lacunaire), ni appareil respiratoire (la respiration est transcutanée), ni même d'appareil excréteur réellement différencié. Quant aux organes sensoriels, ils sont eux aussi excessivement réduits.

Fonction de relation.

Les *téguments* présentent une cuticule superficielle à nombreux pores et un épiderme unistratifié profond montrant de place en place des cellules excrétrices groupées sous la forme classique des « glandes en bouteilles ».

La *musculature* striée est développée, ce qui constitue une acquisition importante (R. M. Nicoli, 1963).

Le *système nerveux* est complexe et différemment développé chez les *Cephalobaenida* (ganglions non fusionnés) et chez les *Porocephalida* (masse nerveuse indivise).

Les *organes sensoriels* sont réduits à des papilles.

Fonction de nutrition.

L'*appareil digestif* très simple et linéaire provient d'une triple origine : *stomodaeum* ectodermique, *mesenteron* endodermique et *proctodaeum* ectodermique ; en annexe, existent deux « glandes frontales » de rôle absolument inconnu.

L'*appareil excréteur* est limité à des « cellules vésiculaires » (« cellules pariétales ») dans la région sous-dermique.

Fonction de reproduction.

L'appareil génital ♂ ne montre en général qu'un testicule (deux dans le genre *Linguatula*).

L'appareil génital ♀ comprend un ovaire impair, deux oviductes se rendant à un confluent où aboutissent deux spermathèques, un utérus large et sacciforme (*Cephalobaenida*) ou au contraire étroit et allongé (*Porocephalida*).

L'ontogénèse des Pentastomides est donc particulièrement compliquée. Ceci nous amène à évoquer deux types de phénomènes bien différents et tous deux sous la dépendance de la vie parasitaire : l'involution et la convergence.

L'involution apparaît à deux niveaux :

a) chez la larve secondaire, la vie parasitaire impose la disparition d'un certain nombre d'organes embryonnaires (griffes, anneau buccal, perforatorium) ;

b) chez la larve infestante et chez l'adulte, nous assistons à des faits d'un autre ordre :

— Involution de la métamérisation primitive.

Il apparaît, en retour, une augmentation de la partie postérieure du corps, elle-même conséquence de l'énorme développement des organes génitaux.

Chez les Céphalobaenidés, il existe encore des ganglions séparés : une masse nerveuse céphalique formée par deux ganglions cérébroïdes unis par une commissure

sous-œsophagienne et une suite de quatre ou cinq ganglions constituant l'ébauche d'une chaîne, le premier ganglion ventral étant sous-œsophagien (R. Heymons). Chez les Porocéphalides, la condensation est surtout manifeste chez l'adulte, qui ne présente plus qu'une seule masse sous-œsophagienne, la larve, au contraire, présentant encore des ganglions séparés.

- Involution globale des organes sensoriels.
- Involution totale de l'appareil circulatoire, de l'appareil respiratoire, et en grosse partie de l'appareil excréteur, réduit aux cellules pariétales, homologues probables des arthrocytes des Onychophores.

La convergence est un phénomène évident mais beaucoup plus difficile à analyser.

Tous les Pentastomides — qu'ils appartiennent à l'un ou l'autre des deux groupes fondamentaux — ont entre eux de nombreux points communs. De plus, ils présentent des caractères morphologiques grossièrement voisins avec d'autres phylums essentiellement parasites mais bien différents comme les Cestodes ou les Acanthocéphales :

- Dépigmentation des téguments.
- Involution parasitaire.
- Métamérisation ou pseudométamérisation.
- Organes de fixation.
- Ontogénèse également compliquée faisant intervenir successivement au moins deux hôtes différents (*).

TROISIÈME PARTIE

L'ADAPTATION BIOLOGIQUE DES PENTASTOMIDES A LA VIE PARASITAIRE

Les Pentastomides présentent donc une vie parasitaire complexe presque toujours dihéteroœxène. Contrairement à l'opinion classique, la monoxénie paraît très peu fréquente.

Enfin, chez un certain nombre de genres, les hôtes intermédiaires sont encore inconnus : parmi les Céphalobaenides les *Cephalobaena* (adultes chez les Ophidiens), les *Raillietiella* des groupes I et II (adultes chez les Sauriens) et V (adultes chez les Sauriens et les Ophidiens), les *Megadrepanoïdes* (adultes chez les Sauriens), les *Mahafaliella* (adultes chez les Ophidiens) ; parmi les Porocéphalides, les *Diesingia* (adultes chez les tortues), les *Sambonia* et *Elenia* (adultes chez les Sauriens).

Une espèce ne semble connue que par sa larve infestante : *Raillietiella indica* du *Bufo melanostichus*.

(*) Ajoutons, dans un autre ordre d'idées, qu'il n'existe apparemment aucun rapport entre la taille des parasites et celle de l'hôte les hébergeant (A. Broden et J. Rodhain, 1908-1910 ; R. Mouchet, 1914 ; R.-M. Nicoli, 1963).

Toutefois *Armillifer armillatus* ne parvient à complet développement que chez les grands serpents. Chez les *Bothrophthalmus* et les *Boaedon* le parasite reste immature (A. Fain, 1961).

I. La monoxénie

Nous venons de voir que de nombreux *Raillietiella* ne possèdent pas encore d'hôtes intermédiaires reconnus. Aussi, a-t-on pensé que ces Céphalobaenides parasites de lacertiniens insectivores devaient présenter un développement direct (*Raillietiella geckonis* et *Raillietiella mabuyae* en particulier).

Cette hypothèse a été récemment reprise par Ed. R. Brygoo (1963).

La monoxénie n'a réellement été prouvée que chez le Porocéphalide *Sambonia lohrmani*, parasite du *Varanus komodoensis* des îles de la Sonde. A. Fain et J. Mortelmans (1960) ont, en effet, chez un varan provenant d'un jardin zoologique, découvert 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.

Ces mêmes auteurs soulignaient que la découverte chez un même hôte, d'adultes et de formes infestantes n'est pas une preuve suffisante de développement direct, notion qui souvent a été méconnue (*).

II. L'hétéroxénie

L'hétéroxénie paraît au contraire beaucoup plus répandue. Toutefois, chez les Céphalobaenides, seuls les *Raillietiella* du groupe III (adultes chez les Ophidiens, larves chez les Ophidiens et les Sauriens) et IV (adultes chez les Ophidiens, larves chez les Amphibiens) et les *Reighardia* (adultes chez les oiseaux, larves chez les poissons probablement) sont considérés comme dihétero-xènes.

Le tableau ci-dessous résume l'ensemble de nos connaissances et amène un certain nombre de remarques :

I. Les Reptiles, essentiellement Sauriens pour les Céphalobaenides et Ophidiens pour les Porocéphalides constituent l'axe central du groupe : presque tous les adultes se rencontrent ainsi chez ces reptiles (R. M. Nicoli, 1963).

II. Les larves des Céphalobaenides se rencontrent, soit chez les Amphibiens (plus rarement chez les Sauriens et même les Ophidiens), soit chez les Actinoptérygiens.

III. Au contraire, les larves des Porocéphalides sont plus diversifiées.

Sebekiidae et *Subtriquetridae* chez les Actinoptérygiens (plus accessoirement chez les Chéloniens, les Ophidiens et les Crocodiliens) ;

Porocephalidae chez les Amphibiens, les Sauriens, les Ophidiens et même les Mammifères ;

Armilliferidae chez les Oiseaux et surtout les Mammifères ;

(*) F. Noc, 1922, découvrant dans le tissu graisseux d'un Ophidien des embryons d'*Armillifer armillatus* avait cru à l'existence d'un développement direct possible chez cette espèce, observation reprise par G. Curasson, 1929.

(L : formes larvaires, A : formes adultes).

[illegible]

Linguatulidae uniquement chez les Mammifères.

Cette distribution ne saurait en aucun cas être imputable au hasard : les Pentastomides constituent très certainement un ensemble polyphylétique où des rameaux issus très vraisemblablement de deux points différents se sont largement diversifiés.

III. La spécificité parasitaire

La spécificité parasitaire des Pentastomides paraît très variable selon le stade d'évolution et suivant les espèces.

En général, la spécificité parasitaire paraît beaucoup plus étroite à l'état adulte, plus lâche au contraire à l'état larvaire : il y a sténoxénie à l'état adulte, euryxénie au contraire à l'état larvaire, ce qui constitue un fait assez généralement répandu.

a) *Sténoxénie de l'état adulte*. — Elle est elle-même assez variable.

Porocephalus subulifer n'atteindrait son complet développement que chez les *Mehelya*.

Armillifer grandis ne serait également capable de reproduction que chez *Bitis nasicornis*.

Cubirea pomeroyi semble strictement inféodé au genre *Naja*.

Mais ces trois espèces sont très évoluées. Il en est de même de trois *Linguatula*, *Linguatula dingophila* du *Canis dingo* d'Australie, *Linguatula nuttali* du *Felis leo* d'Afrique orientale et *Linguatula recurvata* du *Felis onza* d'Amérique du Sud.

Le plus souvent, nous ne notons qu'une spécificité de groupe :

Cephalobaena des *Bothrops* et des *Lachesis* (Ophidiens).

Raillietiella des Sauriens et des Ophidiens.

Reighardia des *Sternidae*.

Sebekiidae des Crocodiliens (*).

Subtriquetidae des Crocodiliens également.

Samboniidae des Sauriens et des Ophidiens.

Porocephalidae et *Armilliferidae* des Ophidiens.

Linguatula serrata, particulièrement fréquent chez les Canidés.

Cette dernière espèce montre d'ailleurs une relative euryxénie puisqu'elle a été signalée également (à l'état adulte) chez les *Equidae* (*Equus caballus*, *Equus asinocaballus*), les Ovins (*Ovis aries*), les Caprins (*Capra hircus*), et même chez l'homme, mais ces localisations restent exceptionnelles.

b) *Euryxénie de l'état larvaire*. — Elle est souvent considérable, mais nos documents sont souvent limités.

Parmi les *Sebekiidae*, le genre *Leiperia* a été trouvé à la fois chez des Poissons, des Chéloniens, des Ophidiens et des Crocodiliens. Parmi les *Porocephalidae*, *Porocephalus subulifer* existerait à la fois chez des Ophidiens et des Mammifères. *Porocephalus crotali* parasite de nombreux Mammifères et *Porocephalus silesi* existe chez

(*) Le genre *Diesinga* n'a été trouvé que chez le Chélonien *Hydraspis*.

des Ophidiens et des Sauriens. *Kiricephalus* se rencontre chez des Ophidiens et même des Amphibiens.

Quant aux *Armilliferidae*, leur euryxénie larvaire paraît très large et nous connaissons plus de soixante espèces de Mammifères (et même d'Oiseaux) susceptibles d'héberger les larves d'*Armillifer armillatus* (R. M. Nicoli, 1963).

Linguatula serrata se rencontre également chez de très nombreux Mammifères à l'état larvaire.

IV. Les cycles parasitaires et le mode de contamination

Ainsi, les Pentastomides présentent une évolution complexe que nous désirerions maintenant étudier plus complètement.

Classiquement et très conventionnellement, on oppose les *hôtes définitifs* qui hébergent les formes adultes sexuées et les *hôtes intermédiaires* témoins de l'évolution larvaire du parasite. Dans le même ordre d'idées, il est possible de reconnaître parmi ces derniers deux types différents : les *hôtes intermédiaires proprement dits*, de petite taille (susceptibles de servir de proie aux hôtes définitifs, ce sont alors des hôtes vecteurs passifs) et les *hôtes occasionnels*, de grande taille, échappant généralement à l'hôte définitif et de ce fait constituant un cul-de-sac pour les parasites.

CHEZ L'HÔTE DÉFINITIF, l'activité des Pentastomides dans l'arbre respiratoire paraît très faible. F. Noc et G. Curasson, 1920, ont pu observer ainsi *Armillifer armillatus*, qui ne présente que quelques ondulations.

Après copulation, le nombre des œufs émis est absolument considérable, ce qui constitue un fait très général en parasitologie.

Ainsi, H. G. Penn Jr (1942) a-t-il pu compter chez une femelle de 64 mm de *Porocephalus crotali* 1.088.000 œufs dans l'utérus.

Chez *Linguatula serrata* femelle, il existerait au même instant plus de 500.000 œufs et nous-mêmes avons observé sur une femelle de *Armillifer armillatus* de provenance angolaise un nombre d'œufs du même ordre de grandeur.

Les œufs ne sont certainement pas rejetés en totalité à l'extérieur. F. Noc et G. Curasson (1920) rencontrent ainsi des œufs et des embryons dans le tissu cellulaire de la cavité générale et même dans la paroi digestive d'un *Python sebae* des environs de Dakar hébergeant une femelle d'*Armillifer armillatus*. Chose surprenante, il n'y avait ni œufs ni embryons dans le mucus trachéo-bronchique. A. Fain (1960) assure également qu'il existe toujours de nombreux œufs embryonnés dans la cavité générale et certains viscères des serpents parasités.

Nous pouvons admettre que les œufs peuvent avoir une double destinée :

— être rejetés à l'extérieur soit par la bouche (bave de serpent), soit après déglutition avec les excréments (*);

(*) L. van den Berghe (1939), chez *Porocephalus clavatus*, a montré que l'élimination des œufs est plus importante dans le mucus pulmonaire que dans les excréments.

— ne pas quitter l'hôte définitif, entraînés peut-être par le torrent circulatoire vers des localisations variées, tissulaires ou même viscérales.

Dans le premier cas, l'hôte intermédiaire se contaminera par consommation d'aliments souillés (contamination des herbivores surtout).

Dans le second cas, l'hôte intermédiaire se contaminera en dévorant l'hôte définitif (contamination des carnivores) (G. Curasson, 1929).

A. — La résistance des œufs dans le milieu extérieur paraît très considérable, c'est ce qui ressort de quelques observations anciennes mais très démonstratives :

En 1864, Bruckmüller observe une lionne vivant depuis douze ans à la ménagerie de Schoenbrunn et en provenance de Khartoum. Cette lionne avait été contaminée par *Armillifer armillatus* par les déjections de pythons élevés à la ménagerie.

En 1877, R. Bassi observe le même fait chez une panthère du jardin zoologique de Turin.

Mais surtout, en 1899, G. Neuman rapporte l'intéressante observation — presque expérimentale — suivante :

Le 28 avril 1894, dans une cour, sont autopsiés deux *Pythons natalensis* (= *P. sebae*) porteurs de nombreux *Armillifer armillatus*.

En août 1894 naissent deux chiens qui, élevés correctement (dans la cour, puis en cage), sont sacrifiés en juillet 1895 : les deux chiens étaient infestés par *Armillifer armillatus* et ne pouvaient s'être contaminés que plusieurs mois après l'autopsie des deux pythons.

G. Neuman cite également le cas de Bochefontaine signalant *Armillifer armillatus* chez un chien abandonné et vagabond « qui avait dû rôder autour de quelque ménagerie foraine et y trouver dans les détritits les conditions de son infestation. »

B. — Chez l'homme, la contamination par des Pentastomides (particulièrement *Armillifer armillatus*) soulève bien des problèmes (A. Fain, 1960) : consommation de légumes contaminés par la bave ou les excréments des serpents, absorption d'eau souillée, mais surtout consommation de serpents mal cuits, manipulation de dépouilles de serpents (*).

CHEZ L'HÔTE INTERMÉDIAIRE.

Les enveloppes de l'œuf sont lysées par les enzymes digestifs et l'embryon libéré va subir alors une véritable migration. Grâce à son appareil perforant, la larve primaire perce le tube digestif et est entraînée par le sang ou la lymphe vers de nombreux organes. L. Van den Bergh (1939), chez *Porocephalus clavatus*, a pu suivre

(*) A ce titre, les cadavres de serpents dépouillés et rejetés peuvent contaminer bien des animaux, surtout domestiques. Il n'est peut-être pas inutile de rapporter, à ce sujet, l'opinion de L. van den Bergh, 1939. L'homme et les primates s'infesteraient par l'eau de boisson, ce qui expliquerait la fréquence des infections légères : les œufs flottant en surface seraient dispersés. Les antilopes (*Silvicapra grimmii* excepté), buvant rarement de l'eau, ne se contamineraient que par le mucus et les déjections des serpents. Mais alors, les ingestions d'œufs seraient massives et les infections très graves.

ainsi cette migration (infection expérimentale de rats blancs et de souris) : les œufs administrés par sondage gastrique sont soumis à l'action du suc duodénal et les larves pénètrent activement à travers la paroi intestinale « vers les espaces péritonéaux où on retrouve les larves six jours après l'infection ». Ces larves avancent par saccades successives.

Le nombre des larves hébergées ainsi par l'hôte intermédiaire est excessivement variable : de quelques unités à plusieurs milliers. A. Fain (1960) signale ainsi chez une antilope de Djolu (Congo ex-belge) plus de 5.000 larves d'*Armillifer armillatus*.

L'évolution est de durée variable, mais souvent encore mal connue : F. Noc et G. Curasson (1920) prélèvent des œufs d'*Armillifer armillatus* dans la graisse d'un *Python sebae* et les administrent à un *Cercopithecus patas* qui meurt au 86^e jour. 30 à 40 larves sont alors données à un python qui présente au 106^e jour des adultes sexués dans l'arbre pulmonaire et des œufs dans la cavité générale et la paroi du tube digestif.

J. H. Esslinger (1962), étudiant l'évolution de *Porocephalus crotali* expérimentalement chez les rongeurs de laboratoire (rats blancs), observent les chiffres suivants : apparition de la larve secondaire λ II 8 jours après l'infection — λ III 19 jours — λ IV 28 jours — λ V 39 jours — λ VI 50 jours — λ VII 79 jours.

La larve infestante enkystée chez l'hôte intermédiaire peut survivre semble-t-il relativement longtemps, mais les chiffres précis sont rares. J. H. Esslinger (1962) a pu contaminer l'hôte définitif *Agkistradon piscivorus* de *Porocephalus crotali* à l'aide de rats contaminés depuis neuf mois.

En l'absence de passage à l'hôte définitif, et ce cas est peut-être assez fréquent, en particulier lorsque l'hôte intermédiaire est un mammifère ou l'homme, les larves finissent par mourir et se calcifier. C'est grâce à ce fait que l'on a pu proposer la radiographie comme procédé de dépistage de la Porocéphalose humaine (G. C. Low et G. R. M. Cordinier, 1935 ; V. Schilling et Kuhlmann, 1937 ; P. E. Stock, 1946 ; G. Ardran, 1948 ; Van Vymeersch et Wanson, 1945-1955 ; G. Woithelet, 1956).

Ceci nous amène à évoquer la question du réencapsulement chez les Pentastomides.

Quelques auteurs ont admis l'existence de ces phénomènes. F. Noc (1922), étudiant *Armillifer armillatus*, parasite du *Proteles cristatus*, a cru pouvoir admettre l'existence d'un réencapsulement entraînant une modification de la courbure des larves, ce qui est très discutable.

Dans leur traité, de même E. Brumpt (1936) et M. Neveu-Lemaire (1938) acceptaient sans grande discussion de tels faits.

Il semble bien pourtant que nous n'ayons aucun fait certain en faveur du réencapsulement (A. Fain, 1960).

a) Trouver chez un hôte intermédiaire des larves infestantes libres n'est pas démonstratif, les larves pouvant se libérer de leur enveloppe kystique.

b) Aucune expérience de passage n'a donné à ce sujet de résultats. Mais il s'agit d'expériences anciennes (A. Broden et J. Rodhain, 1908-1910 ; F. Noc et G. Curasson, 1920) et il ne semble pas que de telles expériences aient été reproduites récemment.

V. L'erratisme chez les Pentastomides

Il est difficile, en raison de l'extrême ubiquité des stades larvaires, de parler d'erratisme chez les Pentastomidés.

En fait, nous devons admettre l'existence :

a) de localisations aberrantes chez des espèces normalement en dehors des cycles parasitaires ;

b) de localisations erratiques dans des organes généralement non parasités.

a) *Localisations aberrantes chez des espèces normalement en dehors des cycles parasitaires* : *Armillifer armillatus* normalement parasite des Mammifères à l'état larvaire a été trouvé chez des oiseaux.

Strigidae, Aquilidae, Tetraornidae (R. Heymons, 1940 ; A. Fain, 1961) (*).

Linguatula serrata, normalement parasite à l'état adulte des Canidés, a été découvert, entre autres, accidentellement chez l'homme.

b) *Localisations erratiques dans des organes normalement non parasités* : F. Noc et G. Curasson (1920) signalent *Armillifer armillatus* dans le tissu alvéolaire pulmonaire d'un serpent.

Plus intéressante est l'observation de J. Rodhain et C. Vuylsteke (1932) découvrant un Pentastomide immature (? *Leiperia cincinnalis*) dans l'aorte d'un jeune crocodile de Léopoldville. Ces auteurs pensent que l'infection du crocodile a dû se produire à la suite de l'ingestion d'un hôte intermédiaire tout récemment infesté et que les larves trop jeunes se sont égarées par voie sanguine. Il est cependant possible que les Pentastomides observés appartiennent à une espèce non inféodée aux Crocodiliens.

VI. Rapports existant entre les Pentastomides parasites d'un même hôte

1. Si les Pentastomides appartiennent à la même espèce, il ne semble pas qu'il y ait de phénomènes particuliers et on peut trouver chez l'hôte des éléments différemment évolués. Mais les documents précis sont rares. Toutefois avons-nous pensé mettre en évidence une double population d'*Armillifer armillatus* chez un Mammifère *Nandinia binotata*, en provenance de l'Angola (R.-M. Nicoli et Y.-J. Golvan, 1963).

2. Si des Pentastomides appartiennent à deux espèces différentes, il semble y avoir souvent exclusion, une seule espèce étant alors capable de se maintenir. Cependant, A. Fain (1961) a signalé l'association très rare *Armillifer armillatus* - *Porocephalus subulifer* chez *Bitis arietans*, association que nous avons nous-mêmes revue par la suite (R.-M. Nicoli et Y. J. Golvan, 1963). De même peut-il exister chez *Bitis gabonica* une association *Armillifer grandis* - *Raillietiella boulangeri* (A. Fain, 1961).

(*) *Armillifer armillatus* a été cité à l'état adulte chez le lion par A. E. Shipley, 1898, et R. Mouchet, 1914, mais il s'agit vraisemblablement d'un lapsus.

VII. Hyperparasitisme

Nous ne connaissons aucun exemple d'hyperparasitisme chez les Pentastomidés.

VIII. L'agression parasitaire due aux Pentastomides

A. — Les accidents dus à la localisation.

1. CHEZ LES HÔTES DÉFINITIFS, les documents sont rares. On a pu noter des accidents obstructifs des voies respiratoires (en particulier chez le chien parasité par *Linguatula serrata*) et des lésions dues aux crochets de fixation.

Très particulier est le cas de *Leiperia cincinnalis* parasitant la trachée du *Crocodilus niloticus* (J. Rodhain et C. Vuylsteke, 1932 ; R. Devis, 1939 : le Pentastomidé, entouré d'un tunnel conjonctif, perce la trachée, les deux tiers du corps restant libres, appendus dans la lumière.

2. CHEZ LES HÔTES INTERMÉDIAIRES, la localisation séreuse est, de très loin, la plus répandue. Elle est, en général, bien supportée, mais ceci n'est, évidemment, pas une règle absolue, et la littérature signale d'assez nombreux exemples de parasitoses mortelles chez les animaux de ménagerie, les animaux domestiques et l'Homme essentiellement.

Nous ne ferons que citer :

la Lionne de Bruckmüller (1864), parasitée par *Armillifer armillatus*, morte à la ménagerie de Schönbrunn, présente une péritonite aiguë avec ascite (nombreux kystes parasitaires épiploïques, mésentériques et même intra-hépatiques et intra-spléniques),

la Panthère de R. Bassi (1877), parasitée également par *Armillifer armillatus*, mourut au zoo de Turin d'une pneumonie double : ici, la mort ne semble pas avoir été entraînée par la présence des parasites dans le parenchyme pulmonaire, ceux-ci étant beaucoup plus nombreux dans le péritoine, le foie, la rate, et n'ayant amené aucune inflammation particulière de ces organes,

l'Antilope de A. Fain (1961), observée au Congo belge et qui présentait une volumineuse tumeur parasitaire mésentérique renfermant près de 5.000 larves d'*Armillifer armillatus* serrées les unes contre les autres !

Chez l'homme, de multiples accidents ont été signalés dus à la même espèce : Perforation avec péritonite (Pruner 1847, Chalmers 1899) — compression D. A. Cannon 1942 (obstruction du côlon par péritonite), Manuwa 1947 a signalé l'occlusion du grêle par une bride fibreuse — envahissement d'un organe noble : le foie (F. Noc et Nogue, 1914-1920, Mongiols, Collignon et Roy 1920), pneumonie (Ardran, 1948), pneumothorax spontané (Stock 1946) ou œdème aigu (Dubois 1951), la rate (A. Broden et J. Rodhain 1909), l'encéphale [Raebiger 1910 (avec troubles psychiques) et Fornara 1923], l'œil (de Coster et Rodhain 1951, Gratana et Van Thiel 1957, A. Fain 1960).

B. — La réponse de l'hôte devant l'agression parasitaire.

Classiquement, la réponse à l'agression parasitaire peut être immunologique, inflammatoire, hématopoïétique, cellulaire et tissulaire.

Nous adopterons ici en partie ce schéma tout en en reconnaissant les limites : chacun de ces termes étant étroitement intriqué et en dernière analyse tout le mécanisme aboutissant à la maladie parasitaire n'étant que la résultante de conflits immunobiologiques, où les antigènes constitutifs du sujet, les anticorps induits par les antigènes étrangers jouent un rôle primordial.

1. — RÉPONSE INFLAMMATOIRE ET HÉMATOPOÏÉTIQUE.

Elle est certainement à peu près constante mais les documents valables sont peu nombreux :

- a) chez l'hôte définitif on a pu relever une hypersécrétion muqueuse trachéale ou nasale (*Linguatula*) ;
- b) chez l'hôte intermédiaire les premières observations remontent à C. Wadl (1863) et Bruckmüller 1864. Elles sont très limitées.

En 1920, F. Noc et G. Curasson infestent expérimentalement et massivement avec *Armillifer armillatus* *Erythrocebus patas* : ces auteurs relèvent alors plus de 1.000 larves dans la cavité thoraco-abdominale, l'intestin, le foie, le mésentère, le poumon, le rein droit : les ganglions inguinaux sont tuméfiés.

En 1922, F. Noc infeste de la même manière avec le même Pentastomide massivement *Genetta pardina*. Les parasites se localisent au péritoine. Il existe une congestion légère et des taches pétéchiâles sur le tube digestif. L'auteur admet l'existence d'une faible poussée leucocytaire à l'arrivée des larves. Plus tard, la larve s'enveloppe d'une cuticule sécrétée par les glandes pariétales hypodermiques : il n'existe que rarement une capsule conjonctive. A la mort de la larve, il apparaît une abondante infiltration hypodermique.

En 1925, F. Larrousse signale que *Raillietiella mediterranea* chez *Bufo mauritanicus* entraîne l'apparition de granulations miliaires à la surface du poumon et du péritoine.

En 1939, L. van den Berghe infeste expérimentalement à l'aide de *Porocephalus clavatus* :

La souris : les nymphes se retrouvent à la surface de l'épiploon, du diaphragme, du foie, de la rate et du poumon, entraînant souvent une exsudation hémorragique de la plèvre ou du péricarde.

Le rat : les nymphes s'enkystent essentiellement dans la plèvre mais parfois dans le poumon, le diaphragme, le foie, la rate, l'épiploon, la vaginale, le testicule, le tube digestif.

Le chat : le porocéphale se retrouve essentiellement sous la capsule hépatique,

sur la plèvre viscérale, dans le parenchyme pulmonaire, et dans le mésentère, entraînant l'apparition d'un hémopéritoine.

Le cynocéphale qui, infesté massivement, présente une péritonite (avec de volumineuses tumeurs parasitaires caecales, rectales, intestinales (localisation sous-muqueuse) et de nombreuses autres localisations (sous-durmerienne, pleurale, etc...). Dans tous les cas, une *poussée éosinophile* à 11-28 % permet le diagnostic.

Enfin, en 1962, J. H. Esslinger administre par gavage *Porocephalus crotali* à des rats et des souris blanches.

Le stade larvaire migrant à travers le tube digestif laisse dans son sillage une *trainée de neutrophiles*. Dans le foie, après arrêt des mouvements et commencement du développement, à travers la série de six stades nymphaux (λ II- λ VII), il se forme une lésion granulomateuse. La première phase (1-3 semaines) est caractérisée par la prolifération des macrophages, la production cellules épithéliales géantes (epithelioid and giant cells) et une accumulation d'éosinophiles. Durant le deuxième et le troisième mois, un type de lésion chronique se constitue avec proportions croissantes de fibroblastes, plasmocytes (plasmacells) et de lymphocytes.

Au quatrième mois, l'inflammation aiguë a disparu et le dernier stade nymphal est entouré d'une capsule fibreuse dense et hyaline. Tous ces phénomènes s'accompagnent d'une inflammation périportale et de zones de nécrose parenchymateuse.

En somme, les phénomènes inflammatoires observés avec les Pentastomides sont similaires à ceux provoqués par les autres larves migrantes.

2. — RÉPONSE CELLULAIRE ET TISSULAIRE.

Ce sont essentiellement des métaplasies posant le problème du cancer parasitaire. Ces observations sont d'ailleurs absolument exceptionnelles.

Certaines même sont très discutables : en 1919, H. Gros a décrit ainsi chez l'homme un kyste du foie dû à *Armillifer armillatus* et simulant un cancer hépatique et A. Fain, 1960, cite un aspect pseudotumoral déclenché par les larves d'*Armillifer armillatus* chez *Hyemoschus aquaticus*.

En revanche, les deux observations suivantes rapportent des altérations essentiellement malignes.

En 1921, Galli-Valerio décrit une tumeur sarcomateuse des fosses nasales chez un jeune homme de 19 ans et due à *Linguatula serrata*.

En 1960, A. Fain et J. Mortelmans observent un *Varanus komodoensis* porteur de *Sambonia lohrmanni* (*). Ce Reptile présentait une volumineuse masse tumorale entourant la partie inférieure de la trachée et ayant envahi la lumière au point de l'obstruer presque totalement. Cette masse était inflammatoire, riche en éosinophiles et par place métaplasie, montrant une papillomatose marquée de la muqueuse et même un épithélioma infiltrant ; inflammation et métaplasie étaient d'ailleurs d'importance

(*) Nous avons déjà cité cette observation à propos de la monoxénie.

variable selon l'endroit. Toute la tumeur était envahie de travées cellulaires d'aspect atypique et souvent nécrotique... L'épithélioma bronchique était greffé en apparence sur un papillome très vilieux de la muqueuse. Des larves de *Sambonia* plus ou moins évoluées se trouvaient dans plusieurs villosités ou dans la profondeur de la muqueuse trachéale, les formes adultes étant libres dans la lumière des bronches (**). La présence des larves à l'intérieur même des villosités papillomateuses suggérait le rôle inducteur de ces dernières, les larves secondaires étant peut-être les plus dangereuses.

La relation entre la dégénérescence maligne de l'épithélium bronchique de ce Varan et le parasitisme à *Sambonia* est donc très vraisemblable.

De façon générale, il est permis, à la suite de A. Fain, de se demander si *Armillifer armillatus* ne joue pas un rôle carcinogénétique essentiel chez les populations négroïdes, ce qui, dans une certaine mesure, ramènerait le relativement fréquent cancer primitif du foie du noir à un cancer parasitaire d'origine ethnique.

CONCLUSION.

Ainsi, les Pentastomides constituent-ils un clade hautement spécialisé, ayant donné une réponse originale au problème des interrelations biotiques.

Il existe toutefois entre les Pentastomides et les Cestodes une homologie biologique très particulière, homologie que nous avons déjà relevée (R.-M. Nicoli, 1963), mais les Pentastomides sont à l'état adulte essentiellement des parasites de localisation respiratoire, et ceci constitue une acquisition très particulière. Il existe d'ailleurs un véritable balancement Cestodes-Pentastomides. En nous limitant à l'état adulte, la généralité des Pentastomides parasitent les Reptiles, groupe dédaigné par les Cestodes, préférant presque toujours les Poissons (des Sélaciens aux Actinoptérygiens), les Oiseaux et les Mammifères.

Il est probable que les Pentastomides sont un groupe en voie de régression, dont l'intérêt pour nous comme groupe relict est alors considérable.

Bibliographie

- AITKEN W., 1865. — On the occurrence of *Pentastomum constrictum* in the human body as a cause of painful disease and death. *Science and practise of Medicine*, 4th, edit., London.
- ARDRAN G. M., 1948. — *Armillifer armillatus*. A note on three cases of calcification of the cysts in man. *Brit. J. of Radiol.*, XXI, 342.
- BASSI R., 1877. — Il *Pentastoma moniliforme* (Dies.) nella Pantera. *Il Medico veter.*, VI, 529.
- BOUCKAERT L., FAIN A., 1959. — Een geval nymphale porocephalose met dodelijk verloop. *Ann. Belge Veren. Trop. Geneesk.*, XXXIX, 793-798.

(**) Il n'existait pas de larves dans les tissus inflammatoires.

- BRODEN A., RODHAIN J., 1908-1910. — Contribution à l'étude de *Porocephalus moniliformis*. *Ann. trop. Med. Paras.*, I, 493-504, II, 303-313, IV, 167-176.
- BRUCKMÜLLER, 1864. — *Oesterr. Vierteljahresschr. f. Wissensch. Veterinärkunde*, XXII, 58.
- BRUMPT E., 1936. — *Précis de Parasitologie*, II, Paris.
- BRYGOO E. R., 1963. — Contribution à la connaissance de la Parasitologie des Caméléons malgaches. *Ann. Paras. hum. comp.*, XXXVIII, 195-204.
- CANNON D. A., 1942. — Linguatulid infestation in Man. *Ann. Trop. Med. Paras.*, XXXVI, 160.
- COSTER P. de, RODHAIN J., 1951. — Localisation oculaire de nymphes de Porocéphales chez un enfant indigène. *Ann. Soc. belge Méd. trop.*, XXXI, 331-335.
- CUENOT L., 1949. — In *Traité de Zoologie*, de P. P. Grassé, VI, 3-75.
- CURASSON G., 1929. — Sur le mode de développement et sur quelques hôtes nouveaux des Porocéphales. *Bull. Soc. Path. exot.*, XXII, 255-257.
- DEVOS R., 1939. — Deux porocéphales de crocodiles du Luapala. *Ann. Soc. belge Méd. trop.*, XIX, 193-195.
- DOLLFUS R. Ph., CANET J., 1954. — Sur un Pentastomide *Raillietiella (Heymonsia) hemidactyli* M. L. Hett, 1934, supposé susceptible de parasiter l'homme consécutivement à l'ingestion de lézards vivants. *Bull. Soc. Path. exot.*, XLVII, 401-407.
- ESSLINGER J. H., 1962. — Development of *Porocephalus crotali* (Humboldt, 1808) (Pentastomida) in experimental intermediate hosts. *J. of Paras.*, XLVIII, 452-456.
- ESSLINGER J. H., 1962. — Morphology of the egg and larva of *Porocephalus crotali* (Pentastomida). *J. of Paras.*, XLVIII, 457-462.
- ESSLINGER J. H., 1962. — Morphology of the egg and larva of *Porocephalus crotali* (Pentastomida). *J. of Paras.*, XLVIII, 631-638.
- FAIN A., 1960. — Diagnoses de deux nouveaux Pentastomidés du Congo belge. *Rev. Zool. Bot. Afr.*, LXI, 117-118.
- FAIN A., 1960. — La Pentastomose chez l'Homme. *Bull. Acad. roy. Médec. Belg.*, VI, (XXV), 516-532.
- FAIN A., 1961. — Les Pentastomides de l'Afrique centrale. *Ann. Mus. roy. Afr. centr. Ter-vuren.*, n° 92, ser. in-8°, 1-115.
- FAIN A., MORTELMANS J., 1960. — Observations sur le cycle évolutif de *Sambonia lohrmani* chez le varan. Preuve d'un développement direct chez les Pentastomides. *Bull. Acad. roy. Belg. Cl. Sc.*, 5° sér., XLVI, 518-531.
- FORNARA L., 1923. — Notes sur un cas de localisation sous-arachnoïdienne d'une larve de Porocéphale. *Ann. Soc. belge Méd. trop.*, III, 233-236.
- FRÖLICH J. A., 1789. — Beschreibung einiger neuer Eingeweidewürmer. *Der Naturf.*, XXIV, 148.
- FÜLLEBORN F., 1908. — *Porocephalus* aus den Organen eines westafrikanischen Negers. *Arch. f. Sch. u. Trop. Hyg.*, XII.
- FÜLLEBORN F., 1919. — Ueber d. Entwicklung von *Porocephalus* und dessen pathologische Bedeutung. *Arch. f. Sch. u. Trop. Hyg.*, XXIII, 5-35.
- GALLI-VALERIO B., 1921. — Parasitologische Untersuchungen und Beiträge zur parasitologische Technik. *Centralbl. f. Bakt.*, I, LXXXVI, 349.

- GEDOELST L., 1921. — Un Linguatulide nouveau parasite d'un batracien. *Rec. of Ind. Mus.*, XXII, 25-26.
- 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*. *Bull. Soc. Path. exot.*, XX, 260-270.
- GORECKI P., 1957. — Contribution à l'étude de la Porocéphalose nymphale. *Ann. Soc. belge Méd. trop.*, XXXVII, 259-261.
- GRATAMA S., VAN THIEL P. H., 1957. — Ocular localization of *Armillifer armillatus* Doc. *Med. Geogr. Trop.*, IX, 374.
- GROS H., 1919. — Fréquence de la Porocéphalose chez les noirs de l'Afrique occidentale. *Bull. Soc. Path. exot.*, XII, 92-93.
- HENRY A., JOYEUX Ch., 1920. — Contribution à la faune helminthologique de la Haute-Guinée française. *Bull. Soc. Path. exot.*, XIII, 176-182.
- HETT M. L., 1924. — On the family Linguatulidae. *Proc. Zool. Soc. Lond.* 107-159.
- HEYMONS R., 1935. — Pentastomida in Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs, Bd V, IV Abt., 1-268.
- HOBMAIER A. et M., 1940. — On the life of *Linguatula rhinaria*. *Am. J Trop. Med.*, XX, 199-210.
- LARROUSSE F., 1925. — Larve de Linguatulidae parasite de *Bufo mauritanicus*. *Arch. I.P. Tunis*, XIV, 101-105.
- LE COROLLER Y., Pierre J. L., 1959. — Sur un cas de linguatulose humaine au Maroc. *Bull. Soc. Path. exot.*, LII, 730-733.
- LEUCKART R., 1860. — *Bau und Entwicklungs geschichte der Pentastomen nach Untersuchungen besonders von Pentastoma taenioïdes und P. denticulatum*, Leipzig und Heidelberg.
- LOW G. C., CORDINER G. R. M., 1935. — A case of Porocephalus infection in a west african negro. *Trans. Roy. Soc. Trop. Med. Hyg.*, XXVIII, 535-536.
- MANUWA S. L. A., 1947. — Porocephalosis. *Trans. Roy. Soc. Trop. Med. Hyg.*, XLVI, 507-508.
- MONZIOLS, COLLIGNON et ROY, 1920. — Un cas d'ictère grave suivi de mort et causé chez un Sénégalais par le *Porocephalus armillatus*. *C.R. Soc. Biol.*, LXXXIII, 28.
- MOUCHET R., 1914. — Note sur *Porocephalus moniliformis*. *Bull. Soc. Path. exot.*, VII, 497-501.
- NEUMAN G., 1899. — Sur les Porocéphales du chien et de quelques mammifères. *Arch. Paras.*, II, 356-361.
- NEVEU-LEMAIRE M., 1938. — *Traité d'Entomologie médicale et vétérinaire*, 153-173.
- NICOLI R.-M., 1963. — Phylogénèse et systématique : le phylum des Pentastomida. *Ann. Par. hum. comp.*, XXXVIII, 483-516.
- NICOLI R.-M. et GOLVAN Y.-J., 1959. — Sur une petite collection de *Porocephalidae* (Pentastomida) en provenance de l'Angola. *Bull. Soc. Path. exot.*, LII, 145-146.
- NICOLI R.-M. et GOLVAN Y.-J., 1963. — Pentastomides de l'Angola. *Publ. cult. Comp. Diam. Ang.*, n° 66, 141-162.

- NOC F., 1922. — Infestation massive de la genette du Sénégal par des Porocéphales. *Bull. Soc. Path. exot.*, XV, 621-631.
- NOC F., 1923. — Sur l'embryon acariforme et les stades larvaires des Linguatulides. *Bull. Soc. Path. exot.*, XVI, 340-346.
- NOC F., CURASSON G., 1920. — Contribution à l'étude de l'évolution biologique de *Porocephalus armillatus*. *Bull. Soc. Path. exot.*, XIII, 656-659.
- NOC F., NOGUE, 1919. — Note sur un cas de Porocéphalose. *Bull. Soc. médic.-chir. franç. Ouest afr.*, fasc. 5, 6-9.
- NOC F., NOGUE, 1920. — Un nouveau cas de Porocéphalose humaine. *Bull. Soc. médic. chir. franç. Ouest afr.*, 284-286.
- OSCHE G., 1959. — Arthropodencharacter bei einem Pentastomiden-Embryo. *Zool. Anz.*, CLXIII, 169-178.
- OSCHE G., 1963. — Die systematische stellung und phylogenie der Pentastomida. *Z. Morph. Oekol. Tiere*, LII, 487-596.
- PALES et POUDEROUX, 1934. — *Porocephalus armillatus* et pneumococcie. *Bull. Soc. Path. exot.*, XXVII, 51.
- PAPADAKIS A. M., 1958. — Human infestation with *Linguatula serrata*. *Trans. Roy. Soc. Trop. Med. Hyg.*, LII, 307.
- PENN G. H. Jr., 1942. — The life history of *Porocephalus crotali* a parasite of the Louisiana Muskrat. *J. Paras. Urbana*, XXVIII, 277-283.
- PONS R., NOC F., 1922. — Porocéphaliase ganglionnaire et lymphadénie tuberculeuse à évolution rapide chez un tirailleur sénégalais. *Bull. Soc. Path. exot.*, XV, 951-954.
- PRUNER, 1847. — *Krankheiten des Orients*, Erlangen, 249.
- RAEDIGER A., 1910. — Geisterskrankheit bei einem Kamerunneger bedingt durch Porocéphallarven. *Arch. f. Sch. Trop. Hyg.*, XIV, 170.
- RODHAIN J., VUYSTEKE C., 1932. — Contribution à l'étude des Porocéphales des Crocodiles africains. *Rev. Zool. Bot. Afr.*, XXIII, 1-11.
- SAMBON L. W., 1910-1913. — Porocéphaliasis in Man. *J. Trop. Med. Hyg.*, XIII, 17, XV, 321 et 371, XVI, 97.
- SAMBON L. W., 1922. — A synopsis of the family Linguatulidae. *J. Trop. Med. Hyg.*, XXV, 188-208 et 391-428.
- SCHILLING V., KUHLMANN, 1937. — *Forsch. Röntgens*, LVI, 321.
- SCHUBART T. D., 1853. — Ueber die Entwicklung des *Pentastoma taenioides*. *Z. Wiss. Zool.*, IV, 117-118.
- SHIPLEY A. E., 1898. — An attempt to revise the family Linguatulidae. *Arch. Par.*, I, 52-80.
- SOUTHWELL T., PILLERS A. W. N., 1929. — A note on a nymphal Linguatulidae *Leiperia cincinnalis* Sambon from the musculature of the fish *Tilapia nilotica*. *Ann. Trop. Med. a Paras.*, XXIII, 130.
- STILES C. W., 1891. — Bau und Entwicklungsgeschichte von *Pentastomum proboscideum* und *P. subcylindricum*. *Zeitschr. f. Wissensch. Zool.*, LII, 85-157.
- STOCK P. E., 1946. — Collapse of the lung and Porocéphalosis. *Trans. Roy. Soc. Trop. Med. Hyg.*, XL, 101.

- VAN BENEDEN P. J., 1849. — Recherches sur l'organisation et le développement des Linguatules. *Mém. Acad. Brux. Ann. Sc. natur.*, III^e ser., 3-39.
- VAN DEN BERGHE L., 1939. — Observations nouvelles sur le développement des Porocéphales. *Trav. St. Zool. Wimereux*, Vol. jub. M. Caullery, XIII, 39-45.
- VAN WYMEERSCH, WANSON, 1955. — La porocéphalose nymphale et son image radiologique. *J. Radiol.* XXXVI. 22. *Ann. Soc. belge Méd. trop.* (1954), XXIV, 517-522.
- WEDL C., 1863. — Ueber ein Pentastom einer Löwinn. *Sitz. d. Math. Naturw. Cl. d. Kais. Akad. d. Wissensch.*, XLVII, 408.
- WOITHELET G., 1956. — Porocéphalose et radiologie. *Méd. trop.* XVI, 379-385.

N.B. — Il convient d'ajouter à cette liste l'important ouvrage suivant paru depuis la présentation de ce mémoire :

- DOUCET J., 1965. — Contribution à l'étude anatomique, histologique et histochimique des Pentastomides (*Pentastomida*). *O.R.S.T.O.M.*, 150 pp., 23 fig., 23 pl.

*Laboratoire de Parasitologie, Faculté mixte de Médecine et de Pharmacie
Marseille (France)*