

## LES HOTES DES ACANTHOCEPHALES

### I — Les Hôtes intermédiaires

I. de BURON\* et Y. J. GOLVAN\*\*

**RÉSUMÉ.** L'étude de la liste des hôtes intermédiaires actuellement connus d'Acanthocéphales permet les conclusions suivantes :

- il existe une excellente concordance entre les positions systématiques des parasites et celles de leurs hôtes. Les espèces d'Acanthocéphales que nous considérons comme les moins évoluées (ordre des Eoacanthocephala) se développent chez des Crustacés Copépodes et les plus évoluées chez des Insectes supérieurs ;
- les Acanthocéphales semblent bien issus de formes marines libres et ont, à l'origine, été des parasites marins. Ils ont ensuite accompagné les Arthropodes (Crustacés et Insectes) au cours de leur conquête des eaux continentales et des milieux terrestres ;
- la spécificité pour l'hôte intermédiaire est, chez les Acanthocéphales, souvent bien plus étroite qu'il n'était classique de le dire.

*Mots clés* : Acanthocéphales. Hôtes intermédiaires. Phylogénie. Cycles évolutifs.

#### Hosts of Acanthocephala. I. Intermediate hosts

**SUMMARY.** The study of the check-list of to-day known intermediate hosts of Acanthocephala allows the following conclusions :

- there is an excellent coaptation between the systematic places of parasites and hosts. The acanthocephalan species considered as the more archaic (Order Eoacanthocephala) are parasitic in Copepoda, the more evolute develop in superior orders of Insects ;
- Acanthocephala seems originally issued from free living marine forms and were parasites of marine Arthropods. They followed the Arthropods during the invasion of continental waters and, afterwards, along the conquest of terrestrial ecosystems ;
- the specificity for intermediate hosts appears narrower than it was classical to thought.

*Key words* : Acanthocephala. Intermediate hosts. Phylogeny. Life-cycles.

Au cours des dernières décades nos connaissances de la Systématique et de la Biologie des Acanthocéphales ont beaucoup progressé. Ceci nous autorise à tenter ici un travail de synthèse qui pourra faciliter la réalisation expérimentale des cycles évolutifs encore inconnus.

\* *Laboratoire de Parasitologie Comparée, place E.-Bataillon, F 34060 Montpellier Cedex.*

\*\* *Laboratoire de Pathologie et d'Épidémiologie parasitaires, 27 rue Chaligny, F 75571 Paris Cedex 12.*

Accepté le 6 mars 1986.

L'un de nous (I. B.) a eu l'idée de dresser la liste des hôtes intermédiaires d'Acanthocéphales actuellement connus et, en particulier, de ceux avec lesquels le cycle a été réussi expérimentalement. Devant l'intérêt des enseignements que nous pouvions en tirer, nous avons décidé d'étendre ce travail à tous les hôtes recensés à ce jour.

Nous adopterons la terminologie suivante :

— *hôte définitif* : il héberge les adultes dans son intestin et, en particulier, des femelles portant des œufs contenant un acanthor bien développé ;

— *hôte intermédiaire* : il permet l'éclosion de l'œuf dans son tube digestif puis la transformation, dans sa cavité générale, de l'acanthor en acanthella et enfin en cystacanthé ;

— *hôte de transfert* : il assure, de façon obligatoire ou facultative, la transmission des larves de l'hôte intermédiaire à l'hôte définitif. On sait aujourd'hui que chez lui le cystacanthé ingéré peut se réenkyster dans la cavité coelomique ou devenir un juvénile fixé dans le tube digestif mais qui n'atteindra jamais le stade adulte sexuellement mûr.

En fait il est souvent difficile, lors de la découverte de juvéniles fixés dans l'intestin, de savoir si l'on observe le début d'une infestation chez l'hôte définitif ou une infestation « en impasse » d'un hôte de transfert. Bien que seule la réalisation expérimentale du cycle puisse apporter une preuve absolue, certains auteurs, sans y avoir recours, ont pu apporter une réponse précise à cette question.

Malheureusement dans la majorité des publications anciennes ce point capital ne peut être élucidé.

Aussi nombreuses que puissent être les erreurs dans la détermination des hôtes d'une part et des Acanthocéphales qu'ils hébergent d'autre part, il nous est d'ores et déjà possible de dégager quelques faits qui nous avaient jusqu'alors échappé.

## Méthodes

A partir de la bibliographie dont nous disposons nous avons répertorié toutes les espèces d'Acanthocéphales dont les larves ont été trouvées chez des Invertébrés. Dans quelques cas le développement larvaire complet a été obtenu expérimentalement par les auteurs et eux seuls seront cités dans notre bibliographie.

Pour tous les autres il s'agit d'infestations naturelles où l'invertébré est soit l'hôte intermédiaire soit un simple hôte de transfert chez lequel les cystacanthés se sont réenkystés après qu'il ait dévoré l'hôte intermédiaire. La distinction est le plus souvent impossible à faire d'après le texte de la publication.

Nous avons adopté la nomenclature des espèces d'Acanthocéphales telle qu'elle s'établit en 1986. Elles sont réparties en trois Ordres :

— Eoacanthocephala Van Cleave, 1936, parasites de l'intestin de Vertébrés aquatiques (Poissons, Amphibiens et Reptiles Chéloniens) ;

TABLEAU I. — Ordre des Eoacanthocephala.

FAMILLE DES QUADRIGYRIDAE						
Noms de genre des ACANTHOCEPHALES	nombre d' espèces	nombre avec H. connus	Hôtes intermédiaires	Hôtes définitifs	CYCLES EVOLUTIFS REALISES EXPERIMENTALEMENT	
					espèce d'Acanthocéphale	espèce d'hôte intermédiaire
<i>Pallisentis</i>	18	1	COPÉPODES	POISSONS D' EAU DOUCE	<i>P. nagpurensis</i>	<i>Cyclops strenuus</i> (15)
<i>Acanthogyrus</i> ( <i>Acanthosentis</i> )	26	1	COPÉPODES	POISSONS D' EAU DOUCE		
FAMILLE DES NEOECHINORHYNCHIDAE						
<i>Neoechinorhynchus</i>	77	5	OSTRACODES	POISSONS DE MER ET D'EAU DOUCE  TORTUES D' EAU DOUCE	<i>N. cristatus</i> <i>N. cylindratus</i> <i>N. rutili</i> <i>N. saginatus</i> <i>N. emydis</i>	<i>Cypridopsis helvetica</i> (45) <i>Cyprinotus globula</i> (48) <i>Cypria turneri</i> (27) <i>Cypridopsis vidua</i> (46) <i>Cyprinotus incongruens</i> (18) <i>Cypria maculata</i> (18)
<i>Paulisentis</i>	2	2	COPÉPODES	POISSONS D' EAU DOUCE	<i>P. fractus</i> <i>P. missouriensis</i>	<i>Tropocyclops prasinus</i> (11) <i>Cyclops vernalis</i> (25)
<i>Octospinifer</i>	3	1	OSTRACODES	POISSONS D' EAU DOUCE	<i>O. macilentus</i>	<i>Cyclocypris serena</i> (17)
<i>Octospiniferoides</i>	3	1	OSTRACODES	POISSONS D' EAU DOUCE	<i>O. chandleri</i>	<i>Cypridopsis vidua</i> (13) <i>Physocypris pustulosa</i> (15)
<i>Atactorhynchus</i>	2	1	COPÉPODES	POISSONS D' EAU DOUCE		
<i>Tanaorhampus</i>	1	1	COPÉPODES (OSTRACODES ?)	POISSONS D' EAU DOUCE		
<i>Gracilisentis</i>	3	1	(OSTRACODES ?)	POISSONS D' EAU DOUCE		
<i>Paratenuisentis</i>	1	1	AMPHIPODES	POISSONS D' EAU DOUCE	<i>P. ambiguus</i>	<i>Gammarus tigrinus</i> (27-28) <i>Gammarus mucronatus</i> (27)

TABLEAU II. — Ordre des Palaeacanthocephala.

SUPER-FAMILLE DES ECHINORHYNCHOIDEA						
Noms de genre des ACANTHOCEPHALES	nombre d' espèces	nombre avec III. connus	Hôtes intermédiaires	Hôtes définitifs	CYCLES EVOLUTIFS REALISES	EXPERIMENTALEMENT
					espèce d'Acanthocéphale	espèce d'hôte intermédiaire
<i>Telosentis</i>	3	1	AMPHIPODES	POISSONS DE MER		
<i>Dollfusentis</i>	5	1	AMPHIPODES	POISSONS DE MER		
<i>Dentitruncus</i>	1	1	AMPHIPODES	POISSON D'EAU DOUCE		
<i>Golvanacanthus</i>	3	1	AMPHIPODES	POISSONS DE MER		
<i>Tegorhynchus</i>	3	1	AMPHIPODES	POISSONS DE MER		
<i>Leptorhynchoides</i>	3	2	AMPHIPODES	POISSONS D'EAU DOUCE	<i>L. thecatus</i>	<i>Hyalella azteca</i> (47-16)
<i>Hypoechinorhynchus</i>	2	1	ISOPODES(???)	POISSONS DE MER		
<i>Pomphorhynchus</i>	22	4	AMPHIPODES	POISSONS D'EAU DOUCE ET DE MER	<i>P. laevis</i>	<i>Gammarus pulex</i> (26)
<i>Echinorhynchus</i>	35	10	AMPHIPODES MYSIDACÉS	POISSONS D'EAU DOUCE ET DE MER	<i>E. lageniformis</i> <i>E. truttae</i>	<i>Corophium spinicorne</i> (34-35) <i>Gammarus pulex</i> (6)
<i>Echinorhynchus s.l.</i>	2	1	EUPHAUSTIACÉS	POISSONS DE MER		
<i>Acanthocephalus</i>	46	12	AMPHIPODES ISOPODES	POISSONS D'EAU DOUCE ET DE MER  AMPHIBIENS	<i>A. anguillae</i> <i>A. clavula</i> <i>A. lucii</i>  <i>A. ranae</i>	<i>Asellus aquaticus</i> (2-3) <i>Asellus meridianus</i> (39) <i>Asellus aquaticus</i> (1-4-8) <i>Gammarus pulex</i> (33) <i>Asellus aquaticus</i> (25)
<i>Fessisentis</i>	5	4	ISOPODES	POISSONS D'EAU DOUCE  AMPHIBIENS		

SUPER-FAMILLE DES POLYMORPHOIDEA

FAMILLE DES POLYMORPHIDAE

<i>Bolbosoma</i>	7	1	EUPHAUSTIACÉS COPÉPODES	MAMMIFÈRES MARINS		
<i>Corynosoma</i>	47	1	AMPHIPODES	MAMMIFÈRES MARINS OISEAUX D'EAU	<i>C.constrictum</i>	<i>Hyalella azteca</i> (37-21)
<i>Filicollis</i>	3	1	ISOPODES (DÉCAPODES ?)	OISEAUX D'EAU	<i>F.anatis</i>	<i>Asellus aquaticus</i> (44-24)
<i>Arhythmorhynchus</i>	27	4	ISOPODES DÉCAPODES	OISEAUX D'EAU	<i>A.petrochenkoi</i>	<i>Asellus</i> sp. (5) ( <i>A.hilgendorfi martinovi</i> ?)
<i>Southwellina</i>	3	1	DÉCAPODES	OISEAUX D'EAU		
<i>Profilicollis</i>	9	5	DÉCAPODES (AMPHIPODES ?)	OISEAUX D'EAU	<i>P.botulus</i>	<i>Carcinus moenas</i> (38)
<i>Polymorphus</i>	32	15	AMPHIPODES ISOPODES DÉCAPODES	OISEAUX D'EAU	<i>Polymorphus</i> sp. <i>P.contortus</i> <i>P.minutus</i> <i>P.paradoxus</i> <i>P.trochus</i>	<i>Hyalella azteca</i> (22) <i>Hyalella azteca</i> (37) <i>Gammarus lacustris</i> (37) <i>Gammarus pulex</i> (19) <i>Gammarus lacustris</i> (7) <i>Hyalella azteca</i> (37)

FAMILLE DES PROSTHORHYNCHIDAE

<i>Prosthorhynchus</i>	22	3	ISOPODES TERRESTRES	OISEAUX TERRESTRES	<i>P.formosus</i>	<i>Armadillidium vulgare</i> (31) <i>Porcellio scaber</i> (41-42) <i>Porcellio laevis</i> (41-42)
------------------------	----	---	------------------------	-----------------------	-------------------	---------------------------------------------------------------------------------------------------------

FAMILLE DES CENTRORHYNCHIDAE

<i>Centrorhynchus</i>	78	2	ISOPODES ET INSECTES TERRESTRES	OISEAUX TERRESTRES		
<i>Sphaerirostris</i>	21	1	ISOPODES TERRESTRES	OISEAUX TERRESTRES		

TABLEAU III. — Ordre des Archiacanthocephala.

FAMILLE DES OLIGANTHORHYNCHIDAE						
Noms de genre des ACANTHOCEPHALES	nombre d' espèces	nombre avec HI. connus	Hôtes intermédiaires	Hôtes définitifs	CYCLES EVOLUTIFS REALISES EXPERIMENTALEMENT	
					espèce d'Acanthocéphale	espèce d'hôte intermédiaire
<i>Macracanthorhynchus</i>	4	3	INSECTES	MAMMIFÈRES	<i>M. catulinus</i> <i>M. hirudinaceus</i>  <i>M. ingens</i>	<i>Tentyria tessulata</i> (14) <i>Geotrypes stercorarius</i> (20) <i>Liocola breviaris</i> (36) <i>Oryctes nasicornis</i> (20) <i>Phyllophaga crinita</i> (28) <i>Phyllophaga hirtiventris</i> (28)
<i>Prosthenorchis</i>	13	1	INSECTES	MAMMIFÈRES	<i>P. elegans</i>	<i>Lasioderma serricorne</i> (43) <i>Stegobium paniceum</i> (43) <i>Blatella germanica</i> (9) <i>Blabera fusca</i> (9)
<i>Oncicola</i>	25	1	INSECTES	MAMMIFÈRES	<i>O. spinula</i>	<i>Rhyarobia maderae</i> (32)
FAMILLE DES GIGANTORHYNCHIDAE						
<i>Mediorhynchus</i>	46	4	INSECTES	OISEAUX ET MAMMIFÈRES	<i>M. centurorum</i> <i>M. grandis</i>	<i>Parcoblatta pennsylvanica</i> (32) <i>Arphia luteola</i> (30) <i>Chortophaga viridifasciata</i> (30) <i>Orphueella pelidra</i> (30) <i>Schistocerca americana</i> (30)
FAMILLE DES MONILIFORMIDAE						
<i>Moniliformis</i>	16	6	INSECTES	MAMMIFÈRES	<i>M. clarki</i> <i>M. dubius</i>	<i>Blatella germanica</i> (12) <i>Ceuthophilus utahensis</i> (12) <i>Periplaneta americana</i> (28-29) <i>Schistocerca gregaria</i> (29)

— Palaeacanthocephala Meyer, 1931, subdivisé en deux Super familles :

- *Echinorhynchoidea* Golvan et Houin, 1963, parasites de l'intestin des Poissons mais aussi, pour quelques espèces d'Amphibiens,

- *Polymorphoidea* Golvan et Houin, 1963, parasites de l'intestin des Oiseaux, voire des Mammifères marins et très exceptionnellement des Serpents (un seul genre),

— Archiacanthocephala Meyer, 1931, parasites de l'intestin des Oiseaux et des Mammifères.

Il convient de conserver la Famille *incertae sedis* des Polyacanthorhynchidae Golvan, 1956, comportant un seul genre parasite de Poissons Ostéoglossidés et de Crocodiliens.

La taxinomie des hôtes est celle qui figure dans les publications originales à quelques corrections près.

Les résultats obtenus sont regroupés en trois tableaux dont chacun concerne un Ordre d'Acanthocéphale. Pour ceux qui sont présentés ici, ils indiquent, de gauche à droite :

- le nom de genre d'Acanthocéphale signalé chez un ou plusieurs hôtes intermédiaires,
- le nombre d'espèces actuellement décrites dans ce genre,
- le nombre d'espèces du genre chez lesquelles un ou plusieurs hôtes intermédiaires ont été signalés,
- la position systématique de ce (ou ces) hôtes intermédiaires,
- la colonne la plus à droite est réservée aux cycles réalisés expérimentalement et comporte :

- le nom d'espèce de l'Acanthocéphale dont le cycle a été élucidé,
- le nom d'espèce de l'hôte intermédiaire chez lequel le développement a été obtenu suivi d'un ou plusieurs chiffres entre parenthèses qui renvoient à la bibliographie.

## Résultats

(Voir tableaux I, II, III).

## Discussion

A quelques exceptions près (que nous allons discuter), la comparaison entre la liste ces Acanthocéphales et celle de leurs hôtes intermédiaires montre une parfaite concordance entre les positions systématiques des uns et des autres. Ceci indique que la nomenclature actuelle des Acanthocéphales est, dans ses grandes lignes, parfaitement cohérente. Il y a coaptation entre les systématiques et les écologies de l'hôte et du parasite.

Ainsi que l'on pouvait s'y attendre les Acanthocéphales parasites d'animaux terrestres ou dulçaquicoles sont, du point de vue des cycles, mieux connus que ceux hébergés par des animaux marins. Les indications répertoriées ici devraient faciliter la recherche d'hôtes intermédiaires encore inconnus.

A la lecture des travaux expérimentaux cités, on s'aperçoit que si certaines espèces d'Acanthocéphales peuvent se développer chez un nombre parfois important d'hôtes intermédiaires (mais d'ailleurs souvent très proches systématiquement et écologiquement), d'autres, en revanche, font preuve d'une spécificité extrêmement étroite. C'est là une notion nouvelle et importante, bien mise en lumière par des travaux récents et qui vient contredire l'idée ancienne du manque de spécificité des Acanthocéphales.

En fait ce manque de spécificité n'est réel que pour les hôtes de transfert et ceci facilite grandement la réalisation des cycles de développement dans la nature. Si ces hôtes ne sont pas, physiologiquement, indispensables, ils le sont bien souvent du point de vue écologique car, en s'insérant dans la chaîne trophique, ils assurent le passage de l'hôte intermédiaire à l'hôte définitif (par exemple les *Neoechinorhynchus* dont les hôtes intermédiaires sont des Ostracodes ne passent chez les Tortues d'eau douce que grâce à leur réenkystement chez des Mollusques, des Insectes aquatiques ou des Décapodes qui sont les proies habituelles des hôtes définitifs). Sur le plan taxinomique ces notions doivent entrer en ligne de compte pour perfectionner la systématique du Phylum. C'est ainsi que certaines divisions au niveau générique dont le bien-fondé a été parfois réfuté doivent être maintenues car si les indices morphologiques sont minimes, les indices écologiques sont très importants. La découverte des hôtes intermédiaires et, plus encore, la réalisation expérimentale des cycles nous montrent que des genres discutés sont parfaitement valides. On peut citer ici par exemple la distinction entre les genres *Arhythmorhynchus* et *Southwellina*, entre *Polymorphus* et *Profilicollis*, entre *Centrorhynchus* et *Sphaerirostris* ou entre *Plagiorhynchus* et *Prosthorhynchus*.

L'analyse plus poussée des tableaux conduit aux remarques suivantes :

#### EOACANTHOCEPHALA

Les Quadrigyridae paraissent tous avoir pour hôtes intermédiaires des Crustacés Copépodes encore que cette conclusion puisse paraître prématurée puisque sur les 44 espèces admises deux seulement ont été trouvées chez ces Crustacés.

Parmi les *Neoechinorhynchidae*, la plupart ont pour hôtes intermédiaires des Ostracodes et chaque espèce d'Acanthocéphale paraît bien inféodée à une espèce de Crustacé. Les *Neoechinorhynchus*, parasites de Chéloniens d'eau douce, sont manifestement des parasites de capture ayant conservé une très grande facilité à se réenkyster chez des hôtes de transfert invertébrés d'origines très diverses (Mollusques, Annélides, Décapodes, larves d'Insectes).

Le seul représentant de la Famille des Tenuisentidae (*Paratenuisentis ambiguus*) dont le cycle soit connu se développe chez des Crustacés Amphipodes. C'est le seul *Eoacanthocephala* dans ce cas et c'est aussi le seul dont les crochets du rostre sont disposés non en spirales mais en files longitudinales ainsi qu'il est de règle chez les *Palaeacanthocephala*. Éclaircir les cycles d'autres espèces de cette Famille pourrait clarifier la systématique et la phylogénie de ces deux Ordres.

#### PALAEACANTHOCEPHALA

La division en deux Superfamilles est parfaitement claire. Les *Echinorhynchoidea*, adultes chez les Poissons (et chez quelques Amphibiens) ont pour hôtes intermédiaires des Crustacés Amphipodes à l'exception de deux genres (*Acanthocephalus* et *Fessisentis*) où l'on rencontre des Crustacés Isopodes. Or ce sont précisé-

ment dans ces deux genres que se trouvent les espèces parasites d'Amphibiens<sup>1</sup>.

Pour le genre *Hypoechinorhynchus*, il s'agit de l'espèce *H. magellanicus* Szidat, 1950 pour laquelle l'auteur indique « Huésped intermediario : desconocido, pero probablemente Isopodos del género *Exosphaeroma* », sans préciser sur quels arguments il base son hypothèse.

Un seul *Echinorhynchus sensu stricto* (*E. leidy*) aurait été trouvé chez *Mysis relicta* au Canada. Quant à l'*Echinorhynchus sensu lato* dont l'hôte est un Crustacé Euphausiacé (*E. (s.l.) corrugatus sensu* Sars, 1885 *nec* Monticelli, 1900) il a été récolté lors de l'expédition du « Challenger » et très pauvrement décrit.

Les Polymorphoidea comprennent à l'évidence deux groupes distincts de genres. Le premier (Famille des Polymorphidae Meyer, 1931) se développe chez des Crustacés aquatiques. Toutes ces espèces possèdent des épines cuticulaires sur le tronc (et parfois des épines génitales) ce qui est considéré comme un caractère primitif. Le second ne compte que des parasites d'Oiseaux terrestres et comprend les familles des Centrorhynchidae Golvan, 1960 (réceptacle inséré à la moitié de la hauteur du rostre) et des Prosthorrhynchidae Van Cleave, 1931 (réceptacle inséré à la base du rostre). Tous ces Acanthocéphales sont dépourvus d'épines cuticulaires sur le tronc.

Parmi les Prosthorrhynchidae il faut maintenir la division générique entre *Plagiorhynchus*, parasites d'Oiseaux d'eau dont les hôtes intermédiaires sont probablement des Crustacés Isopodes et *Prosthorrhynchus*, parasites d'Oiseaux terrestres dont les hôtes intermédiaires connus sont tous des Isopodes terrestres.

Parmi les Centrorhynchidae on distingue les *Sphaerirostris*, parasites de Passérimorphes et dont les hôtes intermédiaires sont des Isopodes terrestres et les *Centrorhynchus*, parasites de Falconiformes ou de Strigiformes (autrement dit de « rapaces ») dont les hôtes intermédiaires sont soit des Isopodes terrestres soit plus souvent des Insectes Orthoptères ou Coléoptères. Ce genre admet un nombre considérable d'hôtes de transfert (Amphibiens, Mammifères et surtout Reptiles) dont le rôle écologique est très important puisque ce sont les proies favorites de la plupart des rapaces diurnes ou nocturnes.

#### ARCHIACANTHOCEPHALA

Tous sont parasites d'Oiseaux ou de Mammifères terrestres et leurs hôtes intermédiaires connus sont tous des Insectes (Dictyoptères, Orthoptères et Coléoptères). Nous pensons que l'*Echinorhynchus (s.l.) aenigma* Reichensperger, 1922 trouvé chez des Termites néotropicaux (Isoptères) appartient à cet Ordre.

La systématique des Archiacanthocephala est encore très floue car les caractères morphologiques sont insuffisamment tranchés. Il serait donc important que de nou-

1. Il nous paraît intéressant de citer ici, à titre comparatif, l'ordre adopté par D. Bliss (1982) (in « *Systematic* », L. Abèle, Acad. Press), dans sa « *Biology of Crustacea* », pour la classification des Crustacés (nous ne gardons que ceux cités dans notre travail) :

Class Maxillopoda-Sub-Class Copepoda

Class Ostracoda-Sub-Class Ostracoda

Class Malacostraca-Sub-Class Eumalacostraca : Order Mysidacea, Order Amphipoda, Order Isopoda, Order Euphausiacea, Order Decapoda.

veaux cycles expérimentaux soient réalisés. Il se peut fort bien que telle espèce réputée passer indifféremment chez des Ténébrionides, des Criquets ou des Blattes soit, en réalité, composite et comprenne plusieurs espèces ayant une biologie différente.

## Conclusions

Les Acanthocéphales sont des parasites *toujours* hétéroxènes, leurs hôtes définitifs sont *toujours* des Vertébrés, leurs hôtes intermédiaires sont *toujours* des Arthropodes. Cependant très peu de ceux-ci sont identifiés et encore moins ont vu leur rôle confirmé expérimentalement.

Au terme du présent travail, il apparaît que les Acanthocéphales porteurs de caractères archaïques se développent chez des Crustacés marins d'une part et chez des Poissons Actinoptérygiens d'autre part. Au fur et à mesure que l'on a affaire à des espèces d'Acanthocéphales que nous considérons comme plus évoluées, on les voit se développer chez des Arthropodes également de plus en plus évolués (Crustacés inférieurs puis supérieurs ensuite Insectes inférieurs [Dictyoptères et Isoptères] puis supérieurs [Coléoptères]).

Il semble donc que l'évolution des Acanthocéphales et celle des hôtes intermédiaires qui les hébergent se soient déroulées parallèlement (mais pas obligatoirement de façon synchrone). Nous verrons qu'il en est de même pour le couple Acanthocéphale/hôte définitif.

Au total les Acanthocéphales actuels paraissent bien issus de formes libres marines puis de formes parasites d'Arthropodes marins. Ils ont ensuite étendu leur domaine aux Arthropodes des eaux continentales puis à ceux qui ont colonisé la terre ferme. Aujourd'hui les Acanthocéphales les plus évolués parasitent d'une part des Insectes et, d'autre part, des Oiseaux et des Mammifères terrestres.

Dans notre prochain travail nous verrons qu'il est possible de dater quelques étapes essentielles de cette conquête. D'ores et déjà nous pouvons dire que les Acanthocéphales sont des parasites certes anciens (environ 600 000 000 d'années) mais bien moins que d'autres groupes parasites. Leur réussite a sans doute tenu à leur très grande plasticité d'adaptation en particulier à leurs hôtes de transfert dont certains sont devenus leurs hôtes définitifs. En revanche leur spécificité pour leurs hôtes intermédiaires apparaît, au moins dans certains cas précis, comme bien plus étroite qu'il n'était classique de le croire.

## BIBLIOGRAPHIE

1. ANDRYUCK L. V. : The development of *Acanthocephalus lucii* (Müller, 1776) Lühe, 1911 (Echinorhynchidae) in the intermediate host. *Byulleten Vsesoyuznago Instituta gel'mintologii im. K. I. Skryabina*, 1974a, 13, 9-13.
2. ANDRYUCK L. V. : Development of *Acanthocephalus anguillae*. *Byulleten Vsesoyuznago Instituta gel'mintologii im. K. I. Skryabina*, 1974b, 14, 7-9.
3. ANDRYUCK L. V. : The developmental cycle of *Acanthocephalus anguillae*. *Zoologicheskii Zhurnal*, 1979a, 58, 168-174.
4. ANDRYUCK L. V. : The life cycle of *Acanthocephalus lucii* (Echinorhynchidae). *Parazitologiya* 1979b, 13, 530-539.

5. ATRASHKEVICH G. I. : Post-embryonic development of *Arhythmorhynchus petrochenko* Schmidt, 1969 (Acanthocephala : Polymorphidae). *Ekologiya i morfologiya gel'mintol pozvo-nechnykh Chukotki. Moscow, USSR, « Nauka », 1979, 73-80.*
6. AWACHIE J. B. E. : The development and life history of *Echinorhynchus truttae* Schrank, 1788 (Acanthocephala). *J. Helminth.*, 1966, 40, 11-32.
7. BETHEL W. H., HOLMES J. C. : Correlation of development of altered evasive behavior in *Gammarus lacustris* (Amphipoda) harbouring cystacanths of *Polymorphus paradoxus* (Acanthocephala) with the infectivity to the definitive host. *J. Parasitol.*, 1974, 60, 272-274.
8. BRATTEY J. : Preliminary observations on larval *Acanthocephalus lucii* (Müller, 1776) (Acanthocephala Echinorhynchidae) in the Isopod *Asellus aquaticus* (L.). *Parasitology*, 1980, 81, 49-50.
9. BRUMPT E., DESPORTES C. : Hôtes intermédiaires expérimentaux de deux espèces d'Acanthocephales (*Prosthenorchis spirula* et *P. elegans*), parasites des Lémuriens et des Singes. *Ann. Parasitol. Hum. Comp.*, 1938, 16, 301-304.
10. BULLOCK W. L., SAMUEL G. : *Paratenuisentis* gen. n. for *Tanaorhamphus ambiguus* Van Cleave, 1921 (Acanthocephala) with a reconsideration of the Tenuisentidae. *J. Parasitol.*, 1975, 61, 105-109.
11. CABLE R. H., DILL W. T. : The morphology and life history of *Paulisentis fractus* Van Cleave et Bangham, 1949 (Acanthocephala-Neoechinorhynchidae). *J. Parasitol.*, 1967, 53, 810-817.
12. CROOK J. R., GRUNDMANN A. W. : The life history and larval development of *Moniliformis clarki* (Ward, 1917). *J. Parasitol.*, 1964, 50, 689-693.
13. DEMONT D. J., CORKUM K. C. : The life cycle of *Octospiniferoides chandleri* Bullock, 1957 (Acanthocephala : Neoechinorhynchidae) with some observations on parasite induced photophilic behavior in Ostracods. *J. Parasitol.*, 1982, 68, 125-130.
14. FARZALIEV A. M., PETROCHENKO V. I. : New data on the life cycle of the avanthocephalan *Macracanthorhynchus catulinus* Kostylew, 1927 (Acanthocephala) a parasite of Carnivores. *Trudy Vsesoyuznogo Instituta Gel'mintologii im. K. I. Skryabina*, 1980, 27, 140-144.
15. GEORGE P., NADAKAL A. M. : Studies on the life cycle of *Pallisentis nagpurensis* Bhalerao, 1931 (Pallisentidae, Acanthocephala) parasitic in the fish *Ophiocephalus striatus* (Bloch). *Hydrobiologia*, 1973, 42, 31-43.
16. GUISTI D. L. DE : The life cycle of *Leptorhynchoides thecatus* (Linton) an acanthocephalan of fish. *J. Parasitol.*, 1949, 35, 437-460.
17. HARMS C. E. : The life cycle and larval development of *Octospinifer macilentis* (Acanthocephala Neoechinorhynchidae). *J. Parasitol.*, 1965, 51, 286-293.
18. HOPP W. B. : Studies on the morphology and life cycle of *Neoechinorhynchus emydis* (Leidy) an acanthocephalan parasite of the map turtle *Graptemys geographica* (Le Sueur). *J. Parasitol.*, 1954, 40, 284-299.
19. HYNES H. B. N., NICHOLAS W. L. : The development of *Polymorphus minutus* Goeze, 1782 (Acanthocephala) in the intermediate host. *Ann. Trop. Med. Parasitol.*, 1957, 51, 380-391.
20. KASHNIKOV A. A. : On the biology of *Macracanthorhynchus hirudinaceus* (Pallas, 1781) in Belorussia. *Trudy Nauchno Issledovatel'skogo Veterinarnogo Instituta Belorusskoj SSR*, 1972, 10, 144-147.
21. KEITHLY J. S. : Life history of *Corynosoma constrictum* Van Cleave (Acanthocephala, Polymorphidae). *Ph. D. Iowa State University. Reprinted from Dissertation Abstracts*, 1968, 28, 1969.
22. KEITHLY J. S., ULMER M. J. : Experimental development of cystacanths of *Polymorphus* sp. in the Amphipod *Hyalella azteca*. *J. Parasitol.*, 1965, 51, 60.
23. KEPNER E. J. : The life history of *Paulisentis missouriensis* n. sp. (Acanthocephala : Neoechinorhynchidae) from the creek chub *Semotilus atromaculatus*. *Trans. Am. Microsc. Soc.*, 1974, 93, 89-100.
24. KOTELNIKOV G. A. : *Filicollis* in domestic ducks. *Veterinarya*, 1954, 31, 30-32.
25. KURBANOV M. N. : The development of *Acanthocephalus ranae* Lühe, 1911, in the final host. *Uchenye Zapiski Azerbaidzhanskogo Universiteta Biologicheskije Nauki*, 1978, 2, 69-72.
26. MARSHALL, X. : Aspects of the biology of *Pomphorhynchus laevis* (Acanthocephala) in its intermediate host *Gammarus pulex*. *Ph. D. Cambridge*, 1977, 107 p.
27. MERRIT S. V., PRATT I. : The life history of *Neoechinorhynchus rutili* and its development in the intermediate host (Acanthocephala-Neoechinorhynchidae). *J. Parasitol.*, 1964, 50, 394-400.
28. MOORE D. V. : Studies on the life history and development of *Moniliformis dubius*, Meyer 1933. *J. Parasitol.*, 1946a, 32, 257-271.
29. MOORE D. V. : Studies on the life history and development of *Macracanthorhynchus ingens* Meyer, 1933, with a redescription of the adult worm. *J. Parasitol.*, 1946b, 32, 387-389.
30. MOORE D. V. : Morphology, life history and development of the Acanthocephalan *Mediorhynchus grandis* Van Cleave, 1916. *J. Parasitol.*, 1962, 48, 76-86.
31. MOORE J. : Responses of an avian predator and its isopod prey to an acanthocephalan parasite. *Ecology*, 1983, 64, 1000-1015.
32. NICKOL B. B. : Life history and host specificity of *Mediorhynchus centurorum* Nickol, 1969 (Acanthocephala : Gigantorhynchidae). *J. Parasitol.*, 1977, 63, 104-111.

33. OETINGER D. F., NICKOL B. B. : Spectrophotometric characterization of integumental pigments from uninfected and *Acanthocephalus dirus* infected *Asellus intermedius*. *J. Parasitol.*, 1982, 68, 270-275.
  34. OLSON R. E. : The life history and larval development of *Echinorhynchus lageniformis* Ekbaum, 1938 (Acanthocephala : Neoechinorhynchidae). *J. Parasitol.*, 1970, 56, 253-254.
  35. OLSON R. E., PRATT I. : The life cycle and larval development of *Echinorhynchus lageniformis* Ekbaum, 1938 (Acanthocephala : Echinorhynchidae). *J. Parasitol.*, 1971, 57, 143-149.
  36. OPARIN P. G. : Biology of *Macracanthorhynchus hirudinaceus* of pigs in the Primorsk territory. *Trudy Dalnevostochnogo Nauchno. Issledovatel'skogo Veterinarnogo Instituta*, 1962, 4, 93-104.
  37. PODESTA R. B., HOLMES J. C. : The life cycle of three Polymorphids (Acanthocephala) occurring as juveniles in *Hyaella azteca* (Amphipoda) at Cooking Lake (Alberta). *J. Parasitol.*, 1972, 56, 1118-1123.
  38. RAYSKI C., GARDEN E. A. : Life cycle of an acanthocephalan parasite of the eider duck. *Nature*, 1961, 192, 185-186.
  39. ROJANAPAIBUL A. : The life cycle of *Acanthocephalus clavula* (Dujardin, 1845) an acanthocephalan of fish in Llyn Tegid, North Wales. *Parasitology*, 1976, 73, 11.
  40. SAMUEL G., BULLOCK W. L. : Life cycle of *Paratenuisentis ambiguus* (Van Cleave, 1921) Bullock et Samuel, 1975 (Acanthocephala-Tenuisentidae). *J. Parasitol.*, 1981, 67, 214-217.
  41. SCHMIDT G. D. : Life cycle and development of *Prosthorhynchus formosus* (Van Cleave, 1918) Travassos, 1926, an acanthocephalan parasite of birds. *Dissertation Abstracts*, 1964, 25, 2677.
  42. SCHMIDT G. D., OLSEN O. W. : Life cycle and development of *Prosthorhynchus formosus* (Van Cleave, 1918) Travassos, 1926, an acanthocephalan parasite of birds. *J. Parasitol.*, 1964, 50, 721-730.
  43. STUNKARD H. W. : New intermediate hosts in the life cycle of *Prosthenorchis elegans* (Diesing, 1851) an acanthocephalan parasite of primates. *J. Parasitol.*, 1965, 51, 645-649.
  44. STYCZYNSKA E. : Faune parasitaire du lac Druzno. 6<sup>e</sup> partie. Acanthocéphales de la biocénose du lac Druzno. *Acta Parasitol. Polon.*, 1958, 6, 195-221.
  45. UGLEM G. L. : The life cycle of *Neoechinorhynchus cristatus* Lynch, 1936 (Acanthocephala) with notes on the hatching of eggs. *J. Parasitol.*, 1972, 58, 1071-1074.
  46. UGLEM G. L., LARSON O. R. : The life history and larval development of *Neoechinorhynchus saginatus* Van Cleave et Bangham, 1949 (Acanthocephala, Neoechinorhynchidae). *J. Parasitol.*, 1969, 55, 1212-1217.
  47. UZNANSKI R. L., NICKOL B. B. : A sequential ranking system for developmental stages of an acanthocephalan *Leptorhynchoides thecatus*, in its intermediate host, *Hyaella azteca*. *J. Parasitol.*, 1980, 66, 506-512.
  48. WARD H. L. : Studies on the life history of *Neoechinorhynchus cylindratus* (Van Cleave, 1913) (Acanthocephala). *Trans. Am. Micr. Soc.*, 1940, 49, 327-347.
-