

[English version](#)



## Pentastomida

Martin Lindsey Christoffersen<sup>1</sup> & José Eriberto de Assis<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Universidade Federal da Paraíba, Departamento de Sistemática e Ecologia, 58.059-900, João Pessoa, Paraíba, Brasil. martinlc.ufpb@gmail.com

<sup>2</sup> José Eriberto de Assis, Universidade Federal de Pernambuco, Centro de Ciências Biológicas, Departamento de Zoologia, Recife, Pernambuco, Brazil. eri.assis@gmail.com

### 1. Breve caracterización del grupo y principales caracteres diagnósticos

#### 1.1. Introducción. Posición filogenética de los Pentastomida

Los Pentastomida son un grupo enigmático de gusanos parásitos parecidos a los artrópodos pero que carecen de sus apomorfias, y deben por tanto situarse fuera de Arthropoda en sentido estricto (o euartrópodos), como otros filums menores como Onychophora, Tardigrada, y Myzostomida. No son crustáceos, ya que sus patas no están estructuradas con un basipodito proximal de la que se originen dos ramas (endopodito y exopodito). Tampoco tienen larvas nadadoras de vida libre, como la larva nauplius o zoeae de los crustáceos. Tampoco se pueden considerar euartrópodos debido a la ausencia de antenas segmentadas en la cabeza. Almeida *et al.* (2008) los sitúan en el clado Mysopharyngea de los Ecdysozoa, junto a Tardigrada y los nematelmintos. Datos moleculares y de la ultraestructura del esperma los sitúan como crustáceos braquiuros degenerados. Pero la ausencia de apomorfias morfológicas de los mandibulados, y el origen más antiguo de los pentastómidos (Cámbrico), contradicen esta hipótesis.

Las siguientes apomorfias sitúan a los Pentastomida dentro de los Ecdysozoa: (1) la presencia de un hemocele (a veces denominado pseudocele o mixocele); (2) la presencia de  $\beta$ -quitina en la cutícula (Karappaswamy, 1977); (3) los garfios del aparato penetrante tienen cutícula; (4) la parte anterior y posterior del tracto digestivo está quitinizado (también en Tardigrada); (5) presentan ecdisis, probablemente controlada por hormonas; (6) no tienen cilios libres.

#### 1.2. Diagnóstico

Los pentastómidos tienen el cuerpo alargado, aplanado o cilíndrico, con simetría bilateral y dividido en dos regiones, cefalotórax y tronco. Tienen poco parecido con un artrópodo típico excepto por la larva primaria, que tiene el aspecto de un ácaro (Mapp *et al.*, 1976). Todas las especies actuales conocidas de pentastómidos son parásitos, y es esta larva primaria la que invade el tracto digestivo del huésped mediante un aparato penetrante (Self, 1969).

La larva tiene la boca en posición ventral y dos pares de garfios (Abadi *et al.*, 1996), y es muy diferente de la larva de vida libre de los crustáceos, la larva nauplius. Los adultos se distinguen fácilmente de cualquier otra especie de parásito por la presencia de dos pares de garfios retráctiles a ambos lados de la boca (Paré, 2008). Estos garfios se utilizan para anclar al animal a los tejidos del huésped (Riley, 1986). La cutícula es quitinosa y porosa, y presentan mudas ocasionales. La boca carece de mandíbulas. El aparato digestivo es rectilíneo, finalizando en un ano posterior. Poseen un sistema muscular estriado cruzado, con músculos longitudinales y circulares. El cordón nervioso es ventral, con ganglios metamericizados. La fecundación es interna. Carecen de aparato excretor o respiratorio (Self, 1969). *Reighardia*

*sternae*, que tiene un desarrollo monoxeno (sin huéspedes intermedios), ha conquistado las latitudes polares y subpolares en la región holártica (Nicoli & Nicoli, 1966). *Linguatula serrata*, con un ciclo de vida restringido a los mamíferos, tiene una distribución cosmopolita.

Se conocen fósiles de pentastómidos desde el Cámbrico y el Ordovicio, en estratos marinos de Suecia y Canadá, siendo más antiguos que cualquier otro artrópodo parásito conocido. Las formas fósiles difieren de las actuales principalmente por la presencia de dos pares adicionales de somitos con apéndices frente a los poros genitales (Waloszek & Müller, 1994).

### 1.3. Morfología

El cefalotórax puede tener dos pares de papilas en posición anterior. El tronco presenta anillos poco marcados, y puede ser vermiforme o aplanado dorsoventralmente (de ahí que también se conozcan como Linguatulida, o "gusanos lengua"). El ano, terminal o subterminal, puede estar flanqueado por un par de papilas terminales (Haffner, 1977).

La cutícula es quitinosa, similar a la de los artrópodos, pero más simple (Trainer *et al.*, 1975), del tipo  $\beta$ , que es plesiomórfico y presente también en Cnidaria, Annelida, Mollusca, y Brachiopoda. Los artrópodos en general tienen la quitina del tipo  $\alpha$ , que es evolutivamente más derivada (Dennell, 1960). Además, la quitina de los pentastómidos es lo suficientemente blanda como para permitir el desplazamiento por movimientos peristálticos (Riley & Banaja, 1975). Los órganos internos están bañados en hemolinfa (Parré, 2008), que está contenida en un hemocele. La musculatura está dispuesta en capas longitudinales y circulares, como en los anélidos (Doucet, 1965), pero mientras que los anélidos presentan una estriación oblicua (Mill & Kapp, 1970), en los pentastómidos la estriación es cruzada, como en los artrópodos (Storch, 1993).

Los órganos sensoriales están reducidos a unos lóbulos dorsales y a las papilas apical, terminal y frontal del cefalotórax (Böckeler, 1982). Al menos dos pares de estas papilas sensoriales podrían corresponder a apéndices reducidos (Riley, 1986). El tronco puede tener poros anulares diminutos, a veces dispuestos de forma regular, que podrían corresponder a la apertura de glándulas epidérmicas (Riley, 1973). Las células sensoriales asociadas al sistema de la línea lateral podrían tener una función osmo- o quemosensorial (Ali & Riley, 1985). Las sensilla mecanorreceptoras de las papilas frontales y dorsales podrían tener una función táctil, que puede ser importante en la orientación (Ali & Riley, 1985). Estas sensilla muestran una gran similitud a las de otros artrópodos (Storch, 1979).

El sistema nervioso es muy similar al de los artrópodos, con una sección supraesofágica formando el cerebro y otra subesofágica con nervios y ganglios (Doucet, 1965). El cerebro está formado por dos pares de ganglios, el anterior inervando los órganos sensoriales y los músculos anteriores de la cabeza; y el posterior (aparentemente correspondiente al tritocerebrum) inervando la región de la boca y las papilas sensoriales próximas al primer par de garfios. El tercer par de ganglios es ventral e inerva el primer par de garfios. El cuarto par de ganglios inerva el segundo par de garfios. Los pares quinto a séptimo inervan diferentes secciones de los órganos genitales. El octavo par origina los cordones nerviosos dorsales, que se extienden a la parte posterior del cuerpo (Böckeler, 1984a). Esta disposición básica se puede modificar en algunos grupos (Osche, 1963).

El tracto digestivo es recto, tubular, finalizando en la parte posterior en un recto o cloaca. La boca se sostiene mediante un anillo bucal quitinoso. A diferencia de las formas parásitas de mandibulados, carecen de piezas bucales modificadas para perforar capilares (Thomas & Böckeler, 1992a). El esófago se extiende hasta el intestino medio, del que se separa por la válvula pilórica, que conduce a un intestino posterior corto y finaliza en el ano. La totalidad del intestino está quitinizado. Hay varias glándulas que descargan su contenido en la cavidad bucal y en el intestino medio (Legendre, 1967), así como glándulas cloragógenas con forma de clitelo asociadas al tracto digestivo. Tanto adultos como larvas son hematófagos (Riley, 1986). A diferencia de los artrópodos, no tienen extremidades modificadas para perforar, morder o succionar, y únicamente poseen un mecanismo succionador formado por dos placas rígidas quitinosas situadas en la faringe y los músculos asociados, que funcionan a modo de bomba faríngea (Thomas & Böckeler, 1992a, b). La digestión es sobre todo extracelular (Thomas *et al.*, 1999a, b).

Los órganos genitales, situados a lo largo de la parte dorsal del tronco, son inicialmente pareados pero se fusionan secundariamente. El poro genital del macho está en posición anterior, flanqueado por las papilas peribucales (Hett, 1924). El sistema genital masculino consiste un único testículo y en vesículas seminales también únicas (Cephalobaenida) o pareadas (Raillietellida), que conducen a los vasos deferentes (vasa deferentia). Los conductos eyaculadores se abren en la vasa deferentia, en la unión con las vesículas seminales. Los cirri son tubos enrollados extremadamente largos, que se disponen en un saco de gran tamaño (Storch *et al.*, 1990). El esperma se desarrolla en el único testículo y se descarga en las vesículas seminales, en donde se almacena hasta la cópula. De las vesículas seminales para a los bulbos eyaculadores, que llegan a los vasos deferentes, a su vez fusionados con un dilatador, que pierde el epitelio y se convierte en un tubo cuticular. El dilatador guía a los cirros hasta el tracto genital de la hembra. El atrio genital masculino puede extenderse en un órgano copulatorio, que permite a los tubos cuticulares penetrar los orificios sexuales de la hembra (Böckeler & Storch, 1990).

El sistema reproductivo de las hembras es complejo. El ovario puede estar dividido anterior o posteriormente (Nørrevang, 1972), lo que indica que en su origen era un órgano pareado (Nørrevang, 1983). El hemocele de las hembras maduras está ocupado por el útero, que contiene huevos en varios estados de desarrollo (Riley, 1986). En la unión del oviducto y el útero se encuentran las espermatecas pareadas. Debido a la enorme expansión del útero durante el desarrollo, las espermatecas se van alejando de la vagina (Riley, 1986), a diferencia de la mayoría de artrópodos, en los que las dos estructuras se mantie-

nen próximas (Chapman, 1971). La inseminación se produce una única vez durante la vida de las hembras (Storch *et al.*, 1990), cuando son jóvenes, antes del desarrollo del útero (Ali & Riley, 1983). Las espermatecas almacenan el esperma de forma permanente, y fertilizan los oocitos de forma continua (Riley, 1986). Los huevos se almacenan en la vagina antes de ser liberados, que funciona a modo de filtro para el tamaño de los huevos (Riley, 1986).

#### 1.4. Desarrollo

Los pentastómidos son dioecios y con dimorfismo sexual (Junker, 2002). La producción de huevos es masiva (Riley, 1983). Los huevos representan el estado infeccioso del huésped siguiente en el ciclo de vida (Riley, 1986), pero los detalles del ciclo de vida varían dependiendo del grupo de pentastómidos. El desarrollo puede ser desde indirecto, con hasta 10 estadios larvales (o ninfas), a directo.

El desarrollo embrionario ocurre dentro de una serie de membranas del huevo (Riley, 1986), secretadas por un órgano glandular dorsal (Osche, 1963). De acuerdo a Stendler-Seidel *et al.* (1997a), esta estructura no es homóloga del órgano dorsal de los artrópodos. La segmentación es de tipo espiral (Osche, 1963; Doucet, 1965). El celoma primario no persiste hasta el estado adulto, siendo reemplazado por el mixocelo (Legendre, 1967). La larva emerge con cuatro segmentos cefálicos y tres segmentos en el tronco, y otros dos segmentos se añaden durante el desarrollo postembrionario (Böckeler, 1984a), de modo que la larva y los adultos poseen el mismo número de segmentos corporales (Waloszek & Müller, 1994). Las fases posteriores del desarrollo no añaden ningún segmento adicional al tronco (Castellani *et al.*, 2011). El desarrollo embrionario finaliza con una larva primaria o ninfa antes de la emergencia del huevo.

La larva recién emergida es móvil, y posee papilas frontales y una barra quitinosa para penetrar el intestino del huésped (Storch & Böckeler, 1982). La larva entonces migra a través de la cavidad corporal del huésped. Tras varias mudas, la larva infecciosa alcanza la madurez en el tracto respiratorio del huésped definitivo (Buckle *et al.*, 1997).

#### 1.5. Ciclo de vida

El ciclo de vida de los pentastómidos está adaptado al endoparasitismo obligado en el tracto respiratorio de vertebrados (Paré, 2008). Algunos tienen un ciclo directo, otros pueden tener dos o más huéspedes intermedios (insectos, peces, anfibios, reptiles o mamíferos) (Sambon, 1922), bien acuáticos o terrestres (Banaja *et al.*, 1975). La mayoría de pentastómidos tienen dos huéspedes sucesivos. El huésped intermedio es en el que la larva se desarrolla hasta alcanzar el estado infeccioso. El huésped definitivo es en el que el parásito alcanza la madurez sexual (Fain, 1964). Las larvas se encuentran libres en la cavidad corporal del huésped o encapsuladas en los tejidos del tracto digestivo, asociadas a órganos o en músculos y mesenterios próximos al tracto digestivo (Shipley, 1898). Riley *et al.* (1978) planteó la hipótesis de que el pentastómido ancestral fue originalmente un parásito de peces, y sólo posteriormente se adaptaron a los reptiles acuáticos, cuando estos se convirtieron en predadores de los peces (Olson & Cosgrove, 1982).

Los adultos parásitos del tracto respiratorio del huésped definitivo liberan los huevos en el pulmón y la nasofaringe, desde donde acceden al esófago y son liberados con las heces. Los huevos son inmediatamente infectivos y contienen larvas primarias que se especializan en la migración dentro de los tejidos (Self, 1969). Las larvas tienen dos pares de patas con garfios dobles, así como espinas penetrantes y estiletes en el dorso del cefalotórax con los que penetra y traspasa los tejidos (Keegan, 1943). El desarrollo a adulto se produce sin una verdadera metamorfosis, aunque con diversos estadios larvales, separados entre ellos por mudas. El ciclo de vida se completa cuando un huésped intermediario infectado es consumido por el huésped definitivo (Riley, 1993).

#### 1.6. Ecología

Como cualquier otra especie de parásito, los pentastómidos pueden llegar a regular las poblaciones de sus huéspedes. Aunque hay muy poca información disponible sobre su prevalencia en ambientes naturales, los pentastómidos se encuentran a menudo en las autopsias de animales del zoo. En Australia, se han relacionado a problemas de salud de los cocodrilos criados en granjas y en parques (Junker, 2002). Desde el punto de vista de la conservación, sería importante determinar hasta qué punto los pentastómidos pueden afectar y regular especies de huéspedes raros o amenazados (Riley, 1986). Los pentastómidos pueden representar también un problema de salud pública en algunas regiones, especialmente África, el Medio Oriente, el sudeste asiático (Riley, 1986) y América Latina. Son frecuentes en comunidades asoladas por la pobreza, en la que el uso de especies nativas de reptiles como alimento favorece la transmisión de ninfas infectivas (Almeida & Christoffersen, 2002).

Los pentastómidos adultos están restringidos al tracto respiratorio de tetrápodos, sobre todo reptiles (Thomas & Böckeler, 1992a). La mayoría son muy específicas, encontrándose en una única especie de huésped (Riley, 1986). Por el contrario, en los peces se pueden encontrar solo larvas. Las formas paleozóicas son exclusivamente marinas.

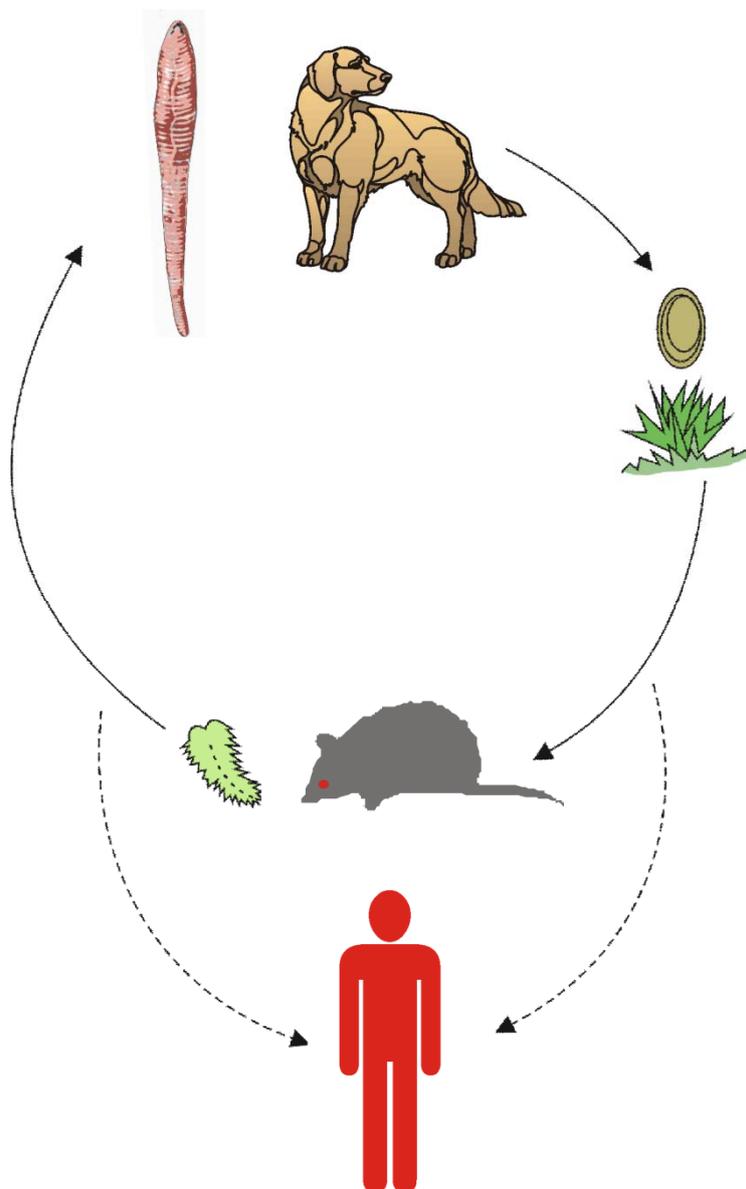


Fig.1. Ciclo de vida de *Linguatula serrata*, asociado a las distintas fases de la pentastomiasis (adaptado de Arroyo *et al.*, 1986).

### 1.7. Enfermedades causadas por los pentastómidos

Las especies de Pentastomida causan pentastomiasis (o linguatulosis) en vertebrados, incluyendo al hombre. La pentastomiasis se puede presentar de dos formas:

#### a) Pentastomiasis visceral (causada por la larva).

Las larvas en el huésped intermedio pueden producir granulación en las vísceras y tejidos infectados, causando daño mecánico y hemorragias (Boyce & Kazacos, 1991). La pentastomiasis visceral es una enfermedad común en muchos tetrápodos, sobre todo reptiles, pero que también puede afectar al hombre. La severidad de la pentastomiasis visceral humana puede variar, aunque este estadio de la enfermedad es habitualmente asintomático; los humanos son en general muy tolerantes a las infecciones de pentastómidos (Abadi *et al.*, 1996). Aunque la mayor parte de infecciones viscerales producen pocos síntomas o ninguno, en caso de una infestación severa se puede producir obstrucción intestinal, pneumonitis, meningitis, pericarditis, nefritis, peritonitis, ictericia obstructiva e incluso la muerte (Mapp *et al.*, 1976; Cagnard *et al.*, 1979). A menudo la pentastomiasis se descubre casualmente en una autopsia, un examen radiológico o durante una operación quirúrgica (Abadi *et al.*, 1996).

Se conocen varias especies de pentastómidos capaces de producir pentastomiasis visceral en el hombre, especialmente en África (Ette *et al.*, 2003), Asia (Tappe & Büttner, 2009) y Sudamérica (Almeida & Christoffersen, 2002). Las infecciones habitualmente se producen por la ingesta de reptiles crudos o insuficientemente cocinados. En las heces de una mujer europea en Zaire se encontró una ninfa de *Leiperia cincinnalis* (de la que los adultos viven en los pulmones de cocodrilos africanos) (Fain, 1960, 1961). Esta paciente probablemente se infectó comiendo peces que tenían larvas (Fain, 1975).

#### b) Pentastomiasis respiratoria (causada por los adultos).

Los adultos viven en el tracto respiratorio (vías nasales, senos frontales y cavidad timpánica) del huésped definitivo. La pentastomiasis respiratoria causa hemorragias y dificultades respiratorias (Bowman, 2000;

Alcala-Canto *et al.*, 2007). La única especie de la que se sabe que puede infectar al hombre en estado adulto es *Linguatula serrata* (Riley, 1986), aunque la pentastomiasis respiratoria es rara en los humanos.

## 2. Sistemática del grupo

Históricamente los pentastómidos se han relacionado con los arácnidos (Acari), crustáceos (Branchyura) y miriápodos. Sin embargo, no comparten apomorfias convincentes con ninguno de estos grupos (ver Introducción).

### 2.1 Clasificación de Pentastomida

Christoffersen & De Assis (2013) han propuesto un sistema filogenético para la clasificación de los pentastómidos (Tabla I).

**Tabla I. Sistemática de los Pentastomida.** Fuente de los datos: Christoffersen & De Assis (2013).

---

Phylum Pentastomida Huxley, 1869 (29 gen., 8 spp fósiles, 144 spp-ssp actuales)
Pan-Pentastomida [clado ancestral (stem-group) + clado actual (crown-group)]
Clado ancestral de pentastómidos (4 gen. fósiles, 8 spp. fósiles)
Clase Eupentastomida Waloszek, Repetski & Maas, 2006 (clado actual, 25 gen. actuales, 144 spp. actuales)
Orden Cephalobaenida Heymons, 1935 (2 gen., 2 spp)
Familia Cephalobaenidae Heymons, 1922 (2 gen., 2 spp)
Orden Raillietiellida Almeida & Christoffersen, 1999 (2 gen., 44 spp-ssp)
Familia Raillietiellidae Sambon, 1922 (2 gen., 44 spp and ssp)
Orden Reighardiida Almeida & Christoffersen, 1999 (2 gen., 3 spp)
Familia Reighardiidae Heymons & Vitzhum, 1936 (2 gen., 3 spp)
Orden Porocephalida Heymons, 1935 (19 gen., 95 spp-ssp)
Superfamilia Linguatuloidea Haldeman, 1851 (3 gen., 10 spp-ssp)
Familia Linguatulidae Leuckart, 1860a (2 gen., 6 spp-ssp)
Familia Subtriquetridae Fain, 1961 (1 gen., 4 spp)
Superfamilia Porocephaloidea Sambon, 1922 (16 gen., 85 spp-ssp)
Familia Sebekiidae Sambon, 1922 (8 gen., 41 spp)
Subfamilia Leiperiinae Christoffersen & De Assis (2013) (1 gen., 3 spp)
Subfamilia Samboninae Heymons, 1935 (1 gen., 5 spp)
Subfamilia Diesingiinae Heymonss, 1935 (3 gen., 13 spp)
Subfamilia Sebekiinae Sambon, 1922 (3 gen., 17 spp)
Familia Porocephalidae Sambon, 1922 (8 gen., 44 spp-ssp)
Subfamilia Armilliferinae Kishida, 1928 (2 gen., 13 spp-ssp)
Subfamilia Porocephalinae Sambon, 1922 (6 gen., 31 spp)

---

### 2.2 Taxonomía

La identificación de los pentastómidos se basa en un número de caracteres morfológicos relativamente reducido (Riley, 1986). Debido a que los machos son habitualmente de vida corta, para la diagnosis de las especies se utilizan sobre todo las hembras. La espícula copuladora de los machos es importante solo en los raillietiellidos (Ali *et al.*, 1985). La clasificación se basa sobre todo en la posición y la forma de la boca y los garfios, la presencia de glándulas, y la morfología de la genitalia (Riley, 1969; Paré, 2008). Desafortunadamente, estos caracteres están sujetos a un alto grado de variación intraespecífica. Por ejemplo, los garfios incrementan su tamaño, y pueden cambiar de forma, con cada muda (Fain, 1964). El tamaño del cuerpo puede variar dependiendo del huésped (Giglioli, 1927) y el número de anillos (annuli) también presenta variación intraespecífica (Ali *et al.*, 1982, 1984). Para la identificación de las larvas que causan pentastomiasis visceral es necesario utilizar métodos moleculares (Mätz-Rensing *et al.*, 2012).

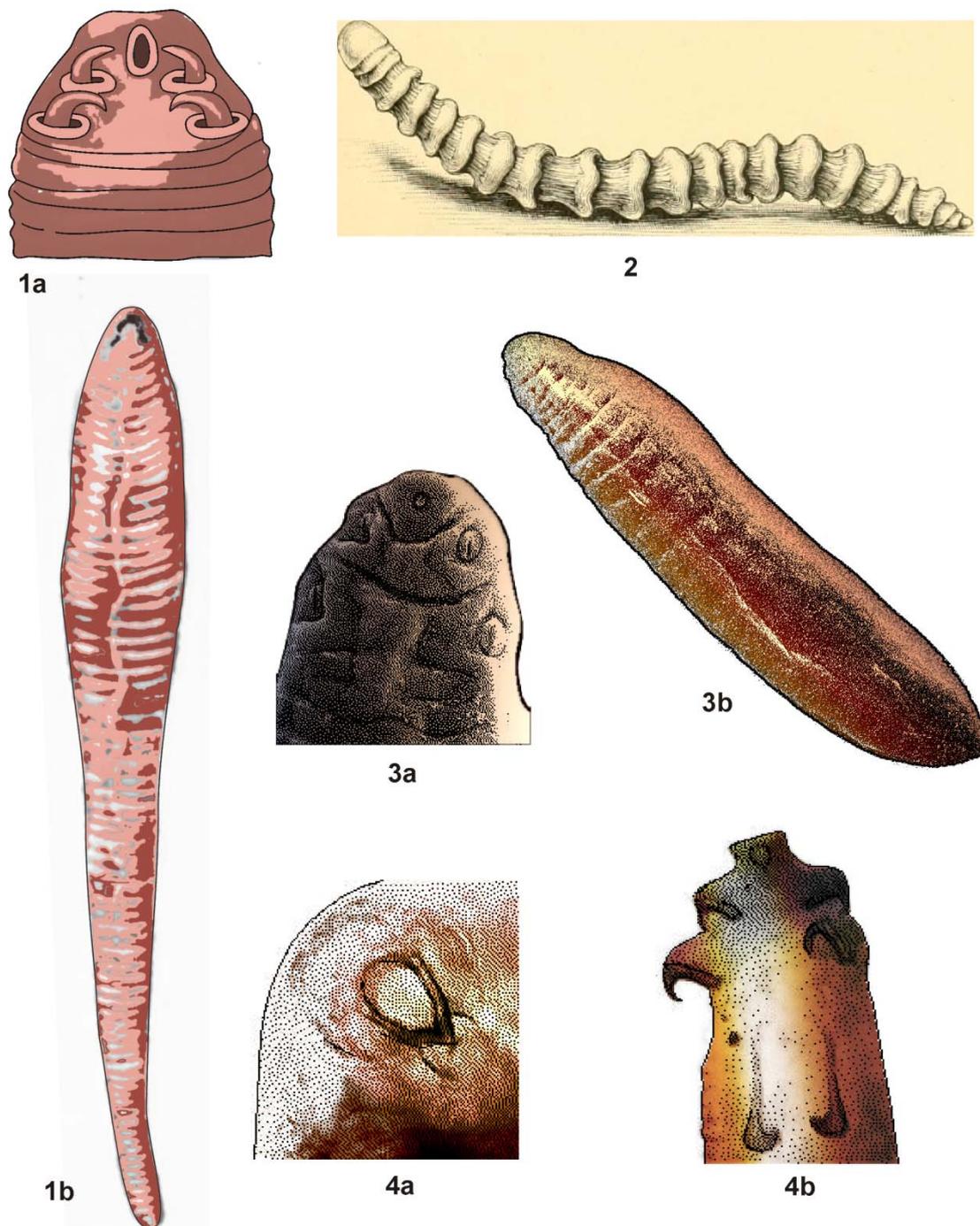
## 3. Diversidad del grupo

Se conocen solo 144 especies actuales y ocho fósiles de Pentastomida. A pesar de su baja diversidad, los pentastómidos tienen una distribución cosmopolita.

En la Península Ibérica y las islas Macaronésicas se han citado solo cuatro especies:

1) *Raillietiella morenoi* Abreu-Acosta, Foronda, Rodríguez, Valladares & Casanova, 2006, descrita de adultos parasitando los pulmones de un lagarto endémico de las Islas Canarias (Abreu-Acosta *et al.*, 2006). *Raillietiella* pertenece al segundo clado más primitivo dentro de los pentastómidos (Raillietiellida, ver Almeida & Christoffersen, 1999). Es relativamente diverso (43 especies) y se encuentra en todas las regiones del globo, a diferencia del clado más basal (Cephalobaenida), restringido a Sudamérica.

2) *Hispania vulturis* Martínez, Criado-Fornelio, Lanzarot, Fernández-García, Rodríguez-Caabeiro & Merino, 2004, descrita de los sacos aéreos abdominales de ejemplares españoles de buitre negro (*Aegyptius monachus* (Linnaeus, 1766)) (Martínez *et al.*, 2004). Esta es la tercera especie conocida en la que los adultos son parásitos de los pulmones de aves. Las otras dos son del género *Reighardia*, y están restringidas a aves marinas. *Hispania* es el grupo hermano de *Reighardia*, que actualmente se considera parte de Reighardiidae, perteneciente al orden monotípico Reighardiida (Almeida & Christoffersen, 1999).



**Lámina I:** 1. *Linguatula serrata* (Fröhlich, 1789): **1a)** Cabeza; **1b)** Aspecto hembra adulta. 2. *Armillifer armillatus* (Wyman, 1848). 3. *Hispania vulturis* Martínez, Criado-Fornello, Lanzarot, Fernández-García, Rodríguez-Caabeiro & Merino, 2004. Dibujos a partir de fotografías: **3a)** Región anterior; **3b)** Aspecto general. 4. *Raillietiella morenoi* Abreu-Acosta, Rodríguez Foronda, Valladares & Casanova 2006, dibujos a partir de fotografías: **4a)** Boca y faringe (hembra); **4b)** Cabeza (macho).

Hay otras dos especies de pentastómidos que pueden parasitar aves (las gruiformes *Anthropoides virgo* y *Porphyrio* sp.), pero en este caso las aves actúan como huéspedes intermedios (para el pentastómido *Cubirea annulatus*), probablemente como consecuencia de haber comido el ave una serpiente infectada (Riley, 1986). La descripción de *Hispania vulturis* se basa en ejemplares inmaduros, y sería deseable disponer de información morfológica más detallada (incluidas ilustraciones) de este interesante taxón ibérico.

**3) *Linguatula serrata*** se ha encontrado en la liebre *Lepus granatensis* en España (Moreno Montané et al., 1979; Martínez-Gómez et al., 1987). También se ha encontrado en una cabra afectada de linguatulosis (Valero López et al., 1980).

**4) *Armillifer armillatus*** se ha citado de un conejillo de indias de Portugal (Dias, 1942).

Estas dos últimas especies son las responsables de la mayoría de casos de pentastomiasis visceral en todo el mundo, incluyendo Europa. La mayoría de casos son infecciones accidentales en el hombre.

Las dos pertenecen al orden más derivado de los pentastómidos, los Porocephaloidea. Pertenecen respectivamente a los grupos hermanos Linguatuloidea y Porocephaloidea.

Las cuatro especies ibéricas conocidas de Pentastomida (Tabla II) representan tres de los cuatro órdenes actuales reconocidos en el sistema filogenético de Christoffersen & De Assis (2013). En *Armillifer* y *Linguatula* el huésped definitivo es un predador, como una serpiente, y el intermedio es un mamífero (Fain, 1975).

La otra única referencia de pentastómidos en la región ibero-balear-macaronésica es una cita de un caso de pentastomiasis producido por una especie sin identificar en Madeira (Boavida, 1954).

**Tabla II. Especies conocidas de Pentastomida Ibéricos y Macaronésicos, con su adscripción taxonómica.** FUENTE: Christoffersen & De Assis (2013).

Nº	Familia	Especie	España	Portugal	Canarias
1	Raillietiellidae	<i>Raillietiella morenoi</i>	-	-	+
2	Reighardiidae	<i>Hispania vulturis</i>	+	-	-
3	Porocephalidae	<i>Armillifer armillatus</i>	-	+	-
4	Linguatuliidae	<i>Linguatula serrata</i>	+	-	-

#### 4. Principales fuentes de información

En Heymons (1935), Hill (1948), Self (1969), Poore (2012) y Christoffersen & De Assis (2013) se puede encontrar una visión general del grupo.

La primera clasificación filogenética de Pentastomida es la de Almeida & Christoffersen (1999), que se suplementa con una filogenia de Sebekiidae (Junker, 2002, desafortunadamente todavía sin publicar). En Christoffersen & De Assis (2013) se dan algunos avances en la clasificación filogenética del grupo.

Algunos trabajos que profundizan en el conocimiento de la morfología de los pentastómidos son Böckeler (1980, 1984a, b), Böckeler & Storch (1990), Stender-Seidel & Gabrielle (1997), Stendel-Seidel *et al.* (1997a, b, 1999, 2000), Storch (1984, 1993), Storch & Böckeler (1979, 1982), Storch *et al.* (1990), Thomas (1965), Thomas & Böckeler (1992a, b, 1994), Thomas & Stendel-Seidel (1996), y Thomas *et al.*, 1999a, b, c) para especies actuales, y Waloszek & Müller (1993, 1994) y Waloszek *et al.* (1994, 2006) para especies fósiles.

#### 5. Bibliografía

- ABADI, M.A., G. STEPHNEY & S.M. FACTOR 1996. Cardiac pentastomiasis and tuberculosis: the worm-eaten heart. *Cardiovascular Pathology*, **5**: 169-174.
- ABREU-ACOSTA, N., P. RODRIGUEZ FORONDA, B. VALLADARES & J.C. CASANOVA 2006. *Raillietiella morenoi* sp. n. (Pentastomida) from *Gallotia atlantica* (Peters and Doria, 1882) (Lacertidae) in the Canary Islands. *Parasitology Research*, **98**: 425-429. Doi: 10.1007/s00436-005-0068-9.
- ALCALA-CANTO, Y., A. ALBERTI-NAVARRO & F. IBARRA-VELARDE 2007. Serine protease activity demonstrated in the larval stage of the pentastomid *Linguatula serrata*. *Parasitology Research*, **100**: 1011-1014.
- ALI, J.H. & J. RILEY 1983. Experimental life-cycle studies of *Raillietiella gehyrae* Bovien, 1927 and *Raillietiella frenatus* Ali, Riley and Self, 1981: pentastomid parasites of geckos utilizing insects as intermediate hosts. *Parasitology*, **86**: 147-160.
- ALI, J.H. & J. RILEY 1985. The distribution of cephalic sense organs in four species of *Raillietiella* (Pentastomida: Cephalobaenida). *Parasitology*, **90**: 411-419.
- ALI, J.H., J. RILEY & J.T. SELF 1982a. A description of a new species of *Raillietiella* (Pentastomida: Cephalobaenida) from Egyptian lizards with a reassessment of the taxonomic status of *Raillietiella geckonis* (Diesing, 1850) Sambon, 1910 and *Raillietiella affinis* Bovien, 1927. *Systematic Parasitology*, **4**: 169-180.
- ALI, J.H., J. RILEY & J.T. SELF 1984b. A revision of the taxonomy of pentastomid parasites (genus *Raillietiella*, Sambon, 1910) from American snakes and amphisbaenians. *Systematic Parasitology*, **6**: 87-97.
- ALI, J.H., J. RILEY & J.T. SELF 1985. A review of the taxonomy and systematics of the pentastomid genus *Raillietiella* Sambon, 1910 with a description of a new species. *Systematic Parasitology* **7**: 111-123.
- ALMEIDA, W.O. & M.L. CHRISTOFFERSEN 1999. A cladistic approach to relationships in Pentastomida. *Journal of Parasitology*, **85**: 695-704.
- ALMEIDA, W.O. & M.L. CHRISTOFFERSEN 2002. Pentastomida. J. Llorente-Bousquets. & J.J. Morrone eds, *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: Hacia una síntesis de su conocimiento, volume 3*. Universidad Nacional Autónoma de México. México City. Pp. 187-202.
- ALMEIDA, W.O., M.L. CHRISTOFFERSEN, D.S. AMORIM & E.C.C. ELOY 2008. Morphological support for the phylogenetic positioning of Pentastomida and related fossils. *Biotemas*, **21**: 81-90.
- ARROYO, R., M. VARGAS & S. SANTAMARIA 1986. Pentastomiasis in Costa Rica caused by *Linguatula serrata* and its differential diagnosis from *L. recurvata*. *Revista Latinoamericana de Microbiología*, **28**: 157-166.
- BANAJA, A.A., J.L. JAMES & J. RILEY 1975. An experimental investigation of a direct life-cycle in *Rheighardia sterna* (Diesing, 1864), a pentastomid parasite in the herring gull (*Larus argentatus* Pontopp). *Parasitology*, **71**: 493-503.
- BOAVIDA, M. 1954. Acerca de linguatulose - na Madeira. *Frutas de Madeira*, **14**: 131, 134-135.

- BÖCKELER, W. 1980. Aspects of developmental biology of *Reighardia sterna* (Pentastomida). *Praktische Tierarzt*, **61**: 330-331.
- BÖCKELER, W. 1982. *Experimentelle, licht- und elektronenmikroskopische Untersuchungen zur Parasitologie und Ontogenie von Reighardia sterna* (Cephalobaenidae), zugleich ein Beitrag zur systematischen Stellung der Pentastomida: 1-159. Habilitationsschrift. Universität Kiel. Kiel.
- BÖCKELER, W. 1984a. Ovarmorphologie und Oogenese bei *Reighardia sterna*. Ein Beitrag zur Frage der systematischen Stellung der Pentastomida. *Zoologische Jahrbücher Abteilung Anatomie*, **111**: 175-193.
- BÖCKELER, W. 1984b. Embryogenese und ZNS-Differenzierung bei *Reighardia sterna*, Licht- und elektronenmikroskopische Untersuchungen zur Tagmose und systematischen Stellung der Pentastomiden. *Zoologische Jahrbücher Abteilung Anatomie*, **111**: 297-342.
- BÖCKELER, W. & V. STORCH 1990. Ultrastructural analysis of the male genital system of *Cephalobaena tetrapoda* Heymons, 1922 (Pentastomida). *Parasitology Research*, **76**: 270-277.
- BOWMAN, D.D. 2000. Respiratory system parasites of the dog and cat (Part I): nasal mucosa and sinuses, and respiratory parenchyma. D.D.Bowman ed., Companion and exotic animal parasitology. International Veterinary Information Service. [www.ivis.org](http://www.ivis.org)
- BOYCE, W.M. & E. A. KAZACOS 1991. Histopathology of nymphal pentastomid infections (*Sebekia mississippiensis*) in paratenic hosts. *Journal of Parasitology*, **77**: 104-110.
- BUCKLE, A.C., J. RILEY & G. F. HILL 1997. The *in vitro* development of the pentastomid *Porocephalus crotali* from the infective instar to the adult stage. *Parasitology*, **115**: 503-512.
- CAGNARD, V., J. NICOLAS-RANDEGGER, A. DAGOAKRIBI, B. RAIN, J.P. NOZAIS, P. ESSOHNOMEL, M. ETTE, J. DOUCET & G. ASSALENDRI 1979. A fatal diffuse case of *Armillifer grandis* pentastomiasis. *Bulletin de la Société de Pathologie Exotique*, **72**: 345-352.
- CASTELLANI, C., M. ANDREAS, D. WALOSZEK & J.T. HAUG 2011. New pentastomids from the Late Cambrian of Sweden - deeper insight of the ontogeny of fossil tongue worms. *Paleontographica, Abteilung A*, **293**: 95-145.
- CHAPMAN, R.F. 1971. The insects, structure and function, 2<sup>nd</sup> edition. Hoder and Stoughton. Sevenoaks.
- CHRISTOFFERSEN, M.L. & J.E. DE ASSIS 2013. A systematic monograph of the Recent Pentastomida, with a compilation of their hosts. *Zoologische Mededelingen*, **87**: 1-206.
- DENNELL, R. 1960. Integument and exoskeleton. T.H. Waterman ed., *The physiology of Crustacea. Volume 1*. Academic Press. New York. Pp. 449-472.
- DIAS, V.S. 1942. Infestação da cobaia pelo *Armillifer armillatus* (Wyman, 1847). *Boletim da Sociedade Portuguesa de Ciências Naturais, Suplemento 3*, **13**: 762-764.
- DOUCET, J.-P. 1965. Contribution a l'étude anatomique, histologique et histochemique des pentastomes (Pentastomida). *Mémoires de l'Office de la Recherche Scientifique et Technique Outre-Mer*, **14**: 1-50.
- ETTE, H. L., L. YAPO., K.D. FANTON, K. ADOU BRYN, K. BOTTI, K. KOFFI & D. MALICIER 2003. Human pentastomiasis discovered postmortem. *Forensic Science International*, **137**: 52-54. Doi: 10.1016/S0379-0738(03)00281-0
- FAIN, A. 1960. La pentastomose chez l'homme. *Bulletin de l'Académie Royale de Médecine de Belgique* (6), **25**: 516-532.
- FAIN, A. 1961. Les pentastomides de l'Afrique Centrale. *Annales Musée Royale de l'Afrique Centrale (8) Sciences Zoologiques*, **92**: 1-115, pls 1-6.
- FAIN, A. 1964. Observations sur le cycle évolutif du genre *Raillietiella* (Pentastomida). *Bulletin de la Classe des Sciences de l'Académie Royale de Belgique* (5), **50**: 1036-1060.
- FAIN, A. 1975. The Pentastomida parasitic in man. *Annales de la Société Belge de Médecine Tropicale*, **55**: 59-64.
- GIGLIOLI, G.S. 1927. Notes on some neotropical species of tongue worms. Human porocephaliasis in tropical America. *Journal of Tropical Medicine and Hygiene*, **30**: 33-39.
- HÄFFNER, K. VON 1977. Über die systematische Stellung und die Vorfahren der Pentastomida auf Grund neuer vergleichender Untersuchungen. *Zoologischer Anzeiger*, **199**: 353-370.
- HETT, M.L. 1924. On the family Linguatulidae. *Proceedings or the Zoological Society of London Part 1*, **1924**: 107-159.
- HEYMONS, R. 1935. Pentastomida. H.G. Bronn (ed.), *Klassen und Ordnungen des Tierreichs, Volume 5, Section 4, Book 1, Arthropoda, Arachnoidea*. Akademische Verlagsgesellschaft M.B.H. Leipzig. Pp. 1-268.
- HILL, H.R. 1948. Annotated bibliography of the Linguatulida. *Bulletin of the Southern California Academy of Sciences*, **47**: 56-73.
- JUNKER, K. 2002. A study of the Pentastomida parasiting crocodylian and chelonian final hosts, with special emphasis on the South African pentastome fauna. Dissertation, Universität Karlsruhe.
- KARUPPASWAMY, S.A. 1977. Occurrence of  $\beta$ -chitin in the cuticle of a pentastomid *Raillietiella gowrii*. *Experientia*, **33**: 735-736.
- KEEGAN, H.L. 1943. Some host records from the parasitological collection of the state University of Iowa. *Bulletin of the Brooklyn Entomological Society, New Series*, **38**: 54-57.
- LEGENDRE, R. 1967. Morphologie, histologie et développement des pentastomides. *Fortschritte der Zoologie*, **18**: 337-349.
- MÄTZ, K., K. LAMPE, G. ROHDE, C. ROOS & F.-J. KAUP 2012. Massive visceral pentastomiasis in a long-tailed macaque – an incidental finding. *Journal of Medical Primatology*, **41**: 210-213.
- MAPP, E.M., H.M. POLLACK & L.H. GOLDMAN 1976. Roetgen diagnosis of *Armillifer armillatus* infestation (porocephalosis) in man. *Journal of the National Medical Association*, **68**: 198-200.

- MARTÍNEZ, J., Á. CRIADO-FORNELIO, P. LANZAROT, M. FERNÁNDEZ-GARCÍA, F. RODRÍGUEZ-CAABEIRO & S. MERINO 2004. A new pentastomid from the black vulture. *Journal of Parasitology*, **90**: 1103-1105. Doi: 10.1645/ge-269r.
- MARTINEZ-GOMEZ, F., S. HERNANDEZ-RODRIGUEZ, J.C. REY, T. MORENO-MONTANEZ & I. ACOSTA 1987. Parasitocoenosis of *Lepus capensis* in the south of Spain. *Erkrankten der Zootiere*, **29**: 347-352.
- MILL, P. J. & M. F. KNAPP 1971. The fine structure of obliquely striated body wall muscles in the earthworm, *Lumbricus terrestris* Linn. *Journal of Cell Science*, **7**: 233-261.
- MORENO MONTAÑEZ, T., C. BECERRA MARTEKEM & I.N. LOPEZ-COZAR 1979. Contribution al conocimiento de los parásitos de la liebre *Lepus capensis*. *Revista Ibérica de Parasitología*, **39**: 383-393.
- NICOLI, R.M. & J. NICOLI 1966. Biologie des pentastomides. *Annales de Parasitologie Humaine et Comparée*, **41**: 255-277.
- NØRREVANG, A. 1972. Oogenesis in Pentastomida. *Acta Zoologica Stockholm*, **53**: 57-72.
- NØRREVANG, A. 1983. Pentastomida. K.G. Adiyodi & R.G. Adiyodi eds, *Reproductive biology of invertebrates, Volume 1*. John Wiley. Chichester. Pp. 521-533.
- OLSON JR., A.C. & G.E. COSGROVE 1982. Pentastomida. S.H. Hurlbert & A. Villalobos-Figueroa eds, *Aquatic biota of Mexico, Central America and the West Indies*. San Diego State University. San Diego, CA. Pp. 172-174.
- OSCHE, G. 1963. Die systematische Stellung un Phylogenie der Pentastomida - embryologische und vergleichend-anatomische Studien an *Reighardia sterna*. *Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere*, **52**: 487-596.
- PARÉ, J.A. 2008. An overview of pentastomiasis in reptiles and other vertebrates. *Journal of Exotic Pet Medicine*, **17**: 285-294. Doi:10.1053/j.jepm.2008.07.005.
- POORE, G.C.B. 2012. The nomenclature of the Recent Pentastomida (Crustacea), with a list of species and available names. *Systematic Parasitology*, **82**: 211-240. Doi: 210.1007/s11230-11012-19363-x.
- RILEY, J. 1969. Histochemical and ultrastructural observations on digestion in pentastomid *Reighardia sterna*. *Parasitology*, **59**: 6.
- RILEY, J. 1973. A redescription of *Reighardia sterna* Diesing 1864 (Pentastomida: Cephalobaenidae) with some observations on the glandular systems of pentastomids. *Zeitschrift für Morphologie der Tiere*, **76**: 243-259.
- RILEY, J. 1983. Recent advances in our understanding of pentastomid reproductive biology. *Parasitology*, **86**: 59-83.
- RILEY, J. 1986. The biology of pentastomids. *Advances in Parasitology*, **25**: 45-128.
- RILEY, J. 1993. Pentastomida. K.G. Adiyodi & R.G. Adiyodi (eds.), *Reproductive biology of invertebrates. Volume 6, Part B. Asexual propagation and reproduction*. John Wiley & Sons. Chichester. Pp. 293-307.
- RILEY, J. & A.A. BANAJA 1975. Some ultrastructural observations on the integument of a pentastomid. *Tissue and Cell*, **7**: 33-50.
- RILEY, J., A.A. BANAJA, & J.L. JAMES 1978. The phylogenetic relationships of the Pentastomida: the case for their inclusion within the Crustacea. *International Journal for Parasitology*, **8**: 245-254.
- SAMBON, L.W. 1922. A synopsis of the family Linguatulidae. *Journal of Tropical Medicine and Hygiene*, **25**: 188-206, 391-428.
- SELF, J.T. 1969. Biological relationships of Pentastomida: a bibliography on the Pentastomida. *Experimental Parasitology*, **24**: 63-119.
- SHIPLEY, A.E. 1898. An attempt to revise the family "Linguatulidae". *Archives de Parasitologie*, **1**: 52-80.
- STENDER-SEIDEL, S. & T. GABRIELLE 1997. Investigation of different ontogenetic stages of *Raillietiella* sp. (Pentastomida: Cephalobaenida): The embryonic gland-glandula embryonalis - or dorsal organ. *Parasitology Research*, **83**: 157-162.
- STENDER-SEIDEL, S., G. THOMAS & W. BÖCKELER 1997a. Investigation of different ontogenetic stages of *Raillietiella* sp. (Pentastomida: Cephalobaenida): Hypodermal gland cells. *Parasitology Research*, **83**: 269-272.
- STENDER-SEIDEL, S., G. THOMAS & W. BÖCKELER 1997b. Investigation of different ontogenetic stages of *Raillietiella* sp. (Pentastomida: Cephalobaenida): Accessory genital glands. *Parasitology Research*, **83**: 264-268.
- STENDER-SEIDEL, S., G. THOMAS & W. BÖCKELER 1999. Investigation of different ontogenetic stages of *Raillietiella* sp. (Pentastomida: Cephalobaenida): ionic glands. *Parasitology Research*, **85**: 373-386.
- STENDER-SEIDEL, S., G. THOMAS & W. BÖCKELER 2000. Investigation of different ontogenetic stages of *Raillietiella* sp. (Pentastomida: Cephalobaenida): suboral gland and frontal gland. *Parasitology Research*, **86**: 385-400.
- STORCH, V. 1979. Contributions of comparative ultrastructural research to problems of invertebrate evolution. *American Zoologist*, **19**: 637-645.
- STORCH, V. 1984. Pentastomida. J. Bereiter-Hahn, A.G. Matoltsy & K.S. Richards (ed.)s, *Biology of the integument. 1. Invertebrata*. Springer. Berlin. Pp. 709-713.
- STORCH, V. 1993. Pentastomida. F.W. Harrison & M.E. Rice eds, *Microscopic anatomy of invertebrates, vol. 12. Onychophora, Chilopoda, and lesser Protostomata*. Wiley-Liss. New York. Pp. 115-142.
- STORCH, V. & W. BÖCKELER 1979. Electron microscopic observations on the sensilla of the pentastomid *Reighardia sterna* (Diesing, 1864). *Zeitschrift für Parasitenkunde*, **60**: 77-86.
- STORCH, V. & W. BÖCKELER 1982. Zur Ultrastruktur der Terminalanhänge larvaler *Reighardia sterna* (Pentastomida). *Zeitschrift für Parasitenkunde*, **68**: 103-107.
- STORCH, V., W. BÖCKELER & J. RILEY 1990. Microscopic anatomy and ultrastructure of the male genital system in *Porocephalus crotali* and *P. stilesi* (Pentastomida: Porocephalida). *Parasitology Research*, **76**: 610-618.

- TAPPE, D. & D.W. BÜTTNER 2009. Diagnosis of human visceral pentastomiasis. *PLOS Neglected Tropical Diseases*, **3**: 1-7.
- THOMAS, G. 1995. Untersuchungen zur Ontogenese von *Raillietiella* sp. (Pentastomida: Cephalobaenida) im Labormodell: Der Darmtrakt. Dissertation, Universität Kiel.
- THOMAS, G. & W. BÖCKELER 1992a. Light and electron microscopical investigations of the midgut epithelium of different Cephalobaenida (Pentastomida) during digestion. *Parasitology Research*, **78**: 587-593.
- THOMAS, G. & W. BÖCKELER 1992b. Light and electron microscopical investigations on the feeding mechanism of *Reighardia sterna* (Pentastomida; Cephalobaenida). *Zoologische Jahrbücher Abteilung Anatomie*, **122**: 1-12.
- THOMAS, G. & W. BÖCKELER 1994. Investigation of the intestinal spherocrystals of different Cephalobaenida (Pentastomida). *Parasitology Research*, **80**: 420-425.
- THOMAS, G. & S. STENDER-SEIDEL 1996. Investigation of different ontogenetic stages of *Raillietiella* sp. (Pentastomida: Cephalobaenida): Structure of the foregut and considerations about the feeding process. *Parasitology Research*, **82**: 459-467.
- THOMAS, G., S. STENDER-SEIDEL, & W. BÖCKELER 1999a. Considerations about the ontogenesis of *Reighardia sterna* in comparison with *Raillietiella* sp. (Pentastomida: Cephalobaenida). *Parasitology Research*, **85**: 280-283.
- THOMAS, G., S. STENDER-SEIDEL, & W. BÖCKELER 1999b. Investigation of different ontogenetic stages of *Raillietiella* sp. (Pentastomida: Cephalobaenida): excretory functions of the midgut. *Parasitology Research*, **85**: 274-279.
- THOMAS, G., S. STENDER-SEIDEL, & W. BÖCKELER 1999c. Investigation of different ontogenetic stages of *Raillietiella* sp. (Pentastomida: Cephalobaenida): the midgut in nutrition and digestion. *Parasitology Research*, **85**: 312-319.
- TRAINER, J.E. JR., J.T. SELF & K.M. RICHTER 1975. Ultrastructure of *Porocephalus crotali* (Pentastomida) cuticle with phylogenetic implications. *Journal of Parasitology*, **61**: 753-758.
- VALERO LOPEZ, A., J. ROMENO RODRIGUEZ & D. GUEVARA POZO 1980. Linguatulosis caprina en Granada (España). *Revista Ibérica de Parasitología*, **40**: 565-566.
- WALOSZEK, D. & K.J. MÜLLER 1993. Die Wirbeltierparasiten Pentastomida lebten im Altpalaeozoikum im Meer. *Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft*, **86**: 148.
- WALOSZEK, D. & K.J. MÜLLER 1994. Pentastomid parasites from the Lower Palaeozoic of Sweden. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh, Earth Sciences*, **85**: 1-37.
- WALOSZEK, D., J.E. REPETSKI & A. MAAS 2006. A new Late Cambrian pentastomid and a review of the relationships of this parasitic group. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh Earth Sciences*, **96**: 163-176. doi: 10.1017/S026359330000/280
- WALOSZEK, D., J.E. REPETSKI & K.J. MÜLLER 1994. An exceptionally preserved parasitic arthropod, *Heymonsicambria taylori* n. sp. (Arthropoda incertae sedis: Pentastomida), from Cambrian-Ordovician boundary beds of Newfoundland, Canada. *Canadian Journal of Earth Sciences*, **31**: 1664-1671.