

PHORÉSIES, BIOCOENOSSES ET THANATOCOENOSSES
CHEZ LES ÉPHÉMÉROPTÈRES¹

L. ARVY

Laboratoire d'Histoencytologie, Faculté de Médecine,
45, rue des Saint-Pères, Paris 6^e, France

et

WILLIAM L. PETERS

Florida A & M University, Tallahassee, Florida 32307, U.S.A.

Il semble que nos connaissances sur les commensaux familiers et les parasites des Éphéméroptères aient commencé il y a près d'un siècle, avec les recherches de VAYSSIÈRE (1882); elles ne semblent pas avoir fait l'objet d'une mise au point d'ensemble; seules les corrélations entre Éphéméroptères et Diptères semblent avoir été analysées à répétition [HENSON (1956), GRENIER et MOUCHET (1958), FONTAINE (1964), GRENIER et col. (1965)]; c'est la raison qui nous a incité à rédiger cet essai.

1^o MOISSISSURES

1a. Externes

a. Oömycètes, Saprolegniales, Saprolegniaceae. Dès 1882, VAYSSIÈRE a signalé que certaines Moisissures peuvent se développer très rapidement sur certaines larves d'Éphéméroptères; il

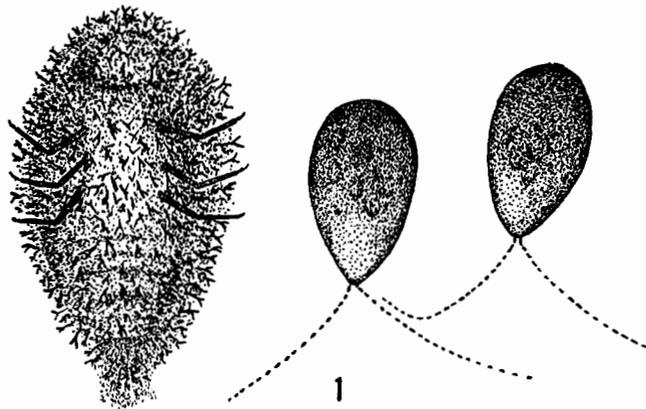


FIGURE 1. Aspect de la face ventrale d'un *Prosopistoma* (*P. foliaceum*) infesté par *Saprolegnia*, avec à droite deux spores (d'après VAYSSIÈRE, 1882).

¹ This report does not represent a presented paper at the Conference, but is the result of a post-conference project in Tallahassee by Dr. ARVY and Dr. PETERS. Because this project was a portion of Dr. ARVY's conference work, and because of its importance and general interest, the report is included in these proceedings.

Offprint from : Proceedings of the First International Conference on Ephemeroptera

1973. Proceedings of the First International Conference
on Ephemeroptera, 1970, Tallahassee.

cite le cas de *Prosopistoma foliaceum* (*punctifrons*) qui est rapidement recouvert par de menus filaments (Fig. 1) d'une Saprologée, si on ne prend pas la précaution de renouveler, chaque jour, l'eau du cristalliseur où on le conserve.

β. Deutéromycètes, Moniliales, Tuberculariaceae. Les *Isonychia* sp. véhiculent souvent des *Fusarium*; il suffit de recueillir les eaux de lavage de l'éphémère pour pouvoir cultiver ce deutéromycète (STEWART et col., 1970).

1b. Internes

a. Chytridiomycètes, Chytridiales, Chytridiaceae

Endoblastidium caulleryi CODREANU, 1931 et *E. legeri* CODREANU, 1931 parasitent, respectivement, les *Baetis rhodani* et les *Rhithrogena semicolorata* des Carpathes méridionales (Roumanie).

L'infection par *Endoblastidium* est d'abord exclusivement coelomique, mais elle se généralise vite à tout le corps de l'éphémère. Le parasite forme des plasmodes de 12 à 18 μ qui envahissent peu à peu tous les tissus, pendant que le corps de l'hôte devient blanchâtre, opaque et distendu.

Au terme de leur évolution, les *Endoblastidium caulleryi* forment des sporanges ellipsoïdes, de 30 à 50 μ de plus grand diamètre, à enveloppe épaisse, «contenant quelques centaines de petits noyaux vésiculeux, à chromatine condensée, soit en virgule, soit en deux amas simulant un diplocoque.» Au contact de l'eau, la déhiscence du sporange survient et libère une multitude de zoospores ovalaires d'environ 4 à 5 μ, pourvues d'un flagelle et d'un noyau latéral, compact. La larve d'éphémère est mortellement affectée par l'*Endoblastidium* : elle semble désarmée face au parasite, les leucocytes n'interviennent pas, ni pour phagocyter, ni pour isoler l'envahisseur; l'éphémère cesse de croître, ses ébauches alaires restent courtes et minces, la gonade ne se développe pas; finalement l'éphémère meurt, réduite à une dépouille flétrie.

Endoblastidium legeri est en tous points semblable au précédent, il n'en diffère que par sa taille plus petite, les sporanges ne mesurant que de 20 à 25 μ (CODREANU, 1931).

β. Trichomycètes

Les trichomycètes constituent un ensemble assez aberrant de champignons commensaux d'Arthropodes (DUBOSCQ et col., 1948); ceux qui ont été vus chez les Éphéméroptères sont localisés, soit sur le tégument (*Amoebidium*), soit dans la dernière partie de l'intestin, dilatée en ampoule rectale (*Paramoebidium*). Il semble que les premiers trichomycètes infodés à des Éphéméroptères aient été vus par CIENKOWSKI (1861); ils ne furent retrouvés en France que beaucoup plus tard, soit chez des *Baetis* (LÉGER et DUBOSCQ, 1929), soit chez des *Cloeon* (POISSON, 1931); LÉGER et GAUTHIER (1937) en ont retrouvé chez des *Ecdyonurus forcipula*, des *Baetis rhodani* et deux autres Baetidae indéterminés.

I Amoebidiales, Amoebidiaceae

1. *Amoebidium parasiticum* CIENKOWSKI, 1861

En 1931, POISSON trouva des *Amoebidium* ectoparasites sur des larves de *Cloeon dipterum* des environs de Caen (Calvados); ces parasites avaient ceci de remarquable qu'ils n'affectaient que les larves de *C. dipterum* et ne pouvaient être retrouvés sur les nombreuses larves d'insectes

aquatiques divers, ni sur les Aselles, ni sur les Gammares cohabitants de la même mare. Les protophytes étaient indifféremment fixés sur les cerques, les trachéobranchiees, les soies ... des éphémères. Les plus jeunes stades étaient représentés par des tubes cylindriques, de 30μ de long et de 5 à 6μ d'épaisseur, mais il existait des stades plus évolués, à cytoplasme granuleux, plus ou moins vacuolaire, renfermant une série de noyaux, disposés les uns à la file des autres. Certains thalles étaient épais, d'autres étaient minces. Dans certains thalles, manifestement plus évolués, une segmentation oblique s'installait, qui aboutissait à la différenciation d'éléments allongés (autant que de noyaux), mesurant de 20 à 30μ de long; ces éléments étaient autant d'endoconidies, ou trichospores de Chatton. À leur sortie du thalle elles pouvaient adhérer à la cuticule des *Cloeon* et croître, pour donner de nombreux *Amoebidium*. Les mues de *Cloeon* contenaient des thalles à éléments amiboïdes, qui sortaient soit par l'extrémité décapuchonnée des tubes, soit par un orifice apparu latéralement. Ces éléments restaient parfois solitaires, mais parfois ils s'associaient par deux et s'enkystaient.

Nota : c'est DUBOSCQ, LÉGER et TUZET, qui ont dédié cet *Amoebidium* à POISSON en 1948.

MANIER (1969) a décrit *Amoebidium parasiticum* CIENKOWSKI, 1861 comme constitué par des filaments de tailles très variables, grêles ou trapus, fixés par un pavillon plus étroit, sur le thalle. Chez cette actinomycétale le clivage de la masse cytoplasmique aboutit à la formation d'un nombre variable suivant la taille du thalle, soit de sporangiospores immobiles, soit d'amibes qui s'enkystent. Les kystes, qui ont de 6 à 32μ de diamètre, contiennent un nombre variable de cystospores, le plus souvent 8. Les cystospores ont de 12 à 30μ de long; elles sont polymorphes, arquées ou sinusoïdes, à extrémités atténuées et à pôles arrondis. Des *Amoebidium parasiticum* ont été trouvés sur des larves de Baetidae, mais ils sont cosmopolites et vivent préférentiellement fixés sur des Cladocères; on peut aussi les trouver sur des Eschnidae, Chironomidae, Culicidae, Simuliidae, Asellidae, Gammaridae ... etc.

REMARQUE : L'*Amoebidium poissoni*, décrit par DUBOSCQ, LÉGER et TUZET, en 1948, est invalidé par MANIER (1969); il semble être identique à la forme décrite par CIENKOWSKI (1861).

2. *Paramoebidium*

Les *Paramoebidium* sont des Ecclinides qui rappellent d'une part les *Ecclina* par leur endoparasitisme, leur taille et leur forme, en longs tubes incurvés et, d'autre part, les *Amoebidium* par la production d'éléments amiboïdes. Ils sont très répandus; LÉGER et DUBOSCQ (1929) en ont trouvé dans les larves de *Baetis*, *Ecdyonurus*, *Rhithrogena*, *Procloeon*, *Paraleptophlebia*, *Habrophlebia*, *Thraulius* et *Caenis*. Ils ont distingué les *P. arcuatum* des larves de *Baetis rhodani*, des *P. dispersum* des larves d'*Habrophlebia fusca*, des *P. thrauli* des larves de *Thraulius bellus* et *P. eccliniformis* des larves de *Paraleptophlebia* sp.

a. *Paramoebidium arcuatum* LÉGER et DUBOSCQ, 1929

En 1955, TUZET et MANIER ont vu ce trichomycète coexister avec une espèce de *Genistella* (*G. rhithrogenae nomen nudum*): elles ont observé ses gros filaments végétatifs ($300\mu \times 17\mu$) fixés par un petit pavillon, soit à la cuticule intestinale (Fig. 2), soit aux *Genistella* du voisinage.

Les jeunes hyphes sont droites, ou incurvées en épingle à cheveux, en bec de canne ou en U, à branches plus ou moins grêles, depuis $330\mu \times 16\mu$ jusqu'à $1360\mu \times 28\mu$. Le thalle libère, à maturité, une multitude de formes amiboïdes, de tailles variées; les amibes évoluent en kystes de 8 à 20μ (MANIER, 1962).

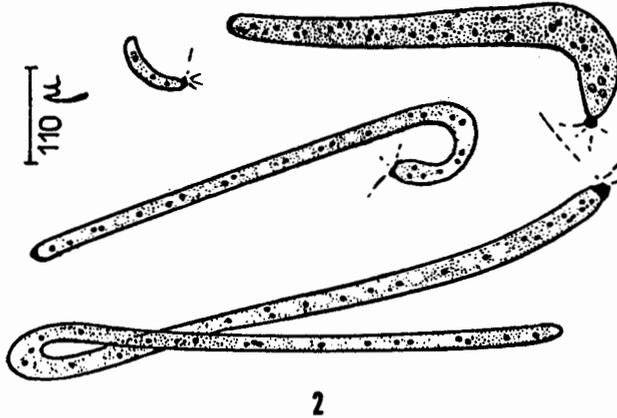


FIGURE 2. Stades végétatifs de *Paramoebidium arcuatum*, parasite de *Ecdyonurus forcipula*, de *Baetis rhodani* (d'après MANIER, 1962).

b. *Paramoebidium dispersum* LÉGER et DUBOSCQ, 1929

Les larves d'*Habrophlebia fusca*, des Alpes françaises, hébergent un *Paramoebidium* différent du précédent; ses filaments ont 400 à 500 μ de long et 14 à 15 μ de large; ses amibes ont de 16 à 20 μ de long, ses kystes ont de 25 à 40 μ de diamètre et contiennent de 8 à 50 cytopores chacun; les cytopores sont droites 19-20 μ \times 6 μ) (DUBOSCQ et col., 1948).

c. *Paramoebidium eccriniformis* LÉGER et DUBOSCQ, 1929

Trouvé chez des *Paraleptophlebia* sp., alpestres, ce trichomycète a deux sortes de filaments: les uns grêles (150 μ \times 6 μ), les autres gros (350 μ \times 14 μ); il a aussi deux types d'amibes, les unes grosses et lentes, à cytoplasme riche en inclusions, les autres petites et agiles, à cytoplasme clair. À ces amibes correspondent deux types de kystes, à nombreuses cytopores; ces dernières sont droites et mesurent environ 18 μ (DUBOSCQ et col., 1948).

d. *Paramoebidium thrauli* LÉGER et DUBOSCQ, 1929

Les *Thraulius bellus*, de Banyuls, hébergent ce trichomycète; ses amibes ont de 4,5 μ à 9 μ de long; ses kystes ont de 29 à 39 μ de diamètre; chaque kyste contient 12 à 20 cytopores de 16 μ \times 6 μ .

e. *Paramoebidium geniculatum* DUBOSCQ et col., 1948

Chez les *Ecdyonurus* sp., des torrents du Dauphiné, DUBOSCQ et col. ont trouvé un trichomycète à gros filaments (1200 μ \times 40 à 50 μ) dont les kystes ont de 30 à 40 μ de diamètre.

f. *Paramoebidium pavillardi* MANIER, 1950

Les *Baetis atrebatinus*, de l'Hérault, peuvent abriter ce trichomycète; ses filaments sont grêles ou larges (1500 μ \times 7 μ ou \times 20-27 μ). Les amibes ont 8 μ de long; chaque kyste (13 à 14 μ de diamètre) contient 12 cytopores (Fig. 3).

REMARQUE: Il semble que certaines des espèces observées ne soient pas parfaitement caractérisées; il est vraisemblable qu'une étude plus approfondie des cycles vitaux de ces trichomycètes pourrait aboutir à l'invalidation de certaines de ces espèces; il en a déjà été ainsi pour l'espèce *Paramoebidium proclaeoni*, trouvée chez les *Proclaeon bifidum*, de l'Hérault, par MANIER en 1950 et invalidée par MANIER (1969).

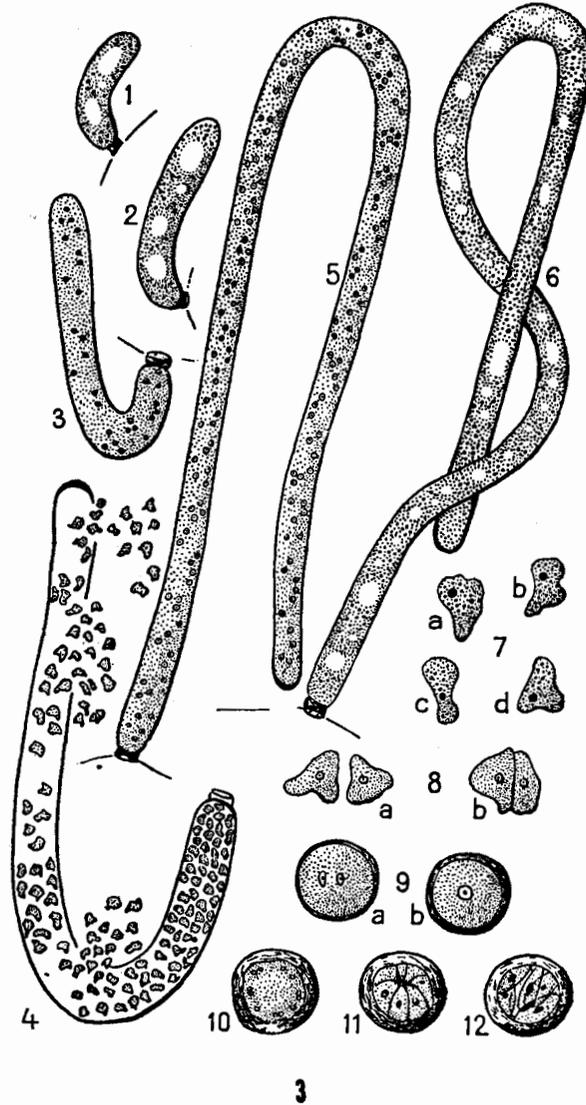


FIGURE 3. *Paramoebidium pavillardii* : 1 à 3) jeunes thalles; 4) filament d'où s'échappent une multitude d'Amibes; 5 à 6) thalles végétatifs très évolués; 7a,b,c,d) déformations des Amibes lors de leur déplacement; 8a,b) accollement d'Amibes; 9a,b) caryomixie, début de la formation d'un kyste; 10) multiplication des noyaux à l'intérieur des kystes; 11) germe; disposés pariétalement; 12) kyste contenant des germes mûrs. — 1,2,3,7 à 12 (X750), 4,5,6, (X200), 1,2,4,5,7, sur le vivant. (D'après MANIER, 1950.)

II. Harpellales, Genistellaceae

1. *Genistella*

a. *Genistella ramosa* LÉGER et GAUTHIER, 1932 (= *G. mailleti* TUZET et MANIER, *nomen nudum*).

Le bâtonnet initial, issu du germe, forme près de son extrémité une hernie latérale, qui se coiffe d'un pavillon de fixation, sorte de ventouse, maintenant en place le thalle; le mycélium

situé au-dessous du pavillon ne se développe pas davantage, mais le mycélium situé au-dessus s'allonge, se ramifie et se cloisonne, pour constituer une longue série d'articles à noyaux espacés; un thalle bien développé atteint 800 et 900 μ ; le segment principal du thalle mesure 8 à 10 μ de diamètre, alors que les ramifications ultimes du thalle mesurent 3 à 5 μ . *Genistella ramosa* peut se reproduire soit par conidies, soit par zygospores (Fig. 4).

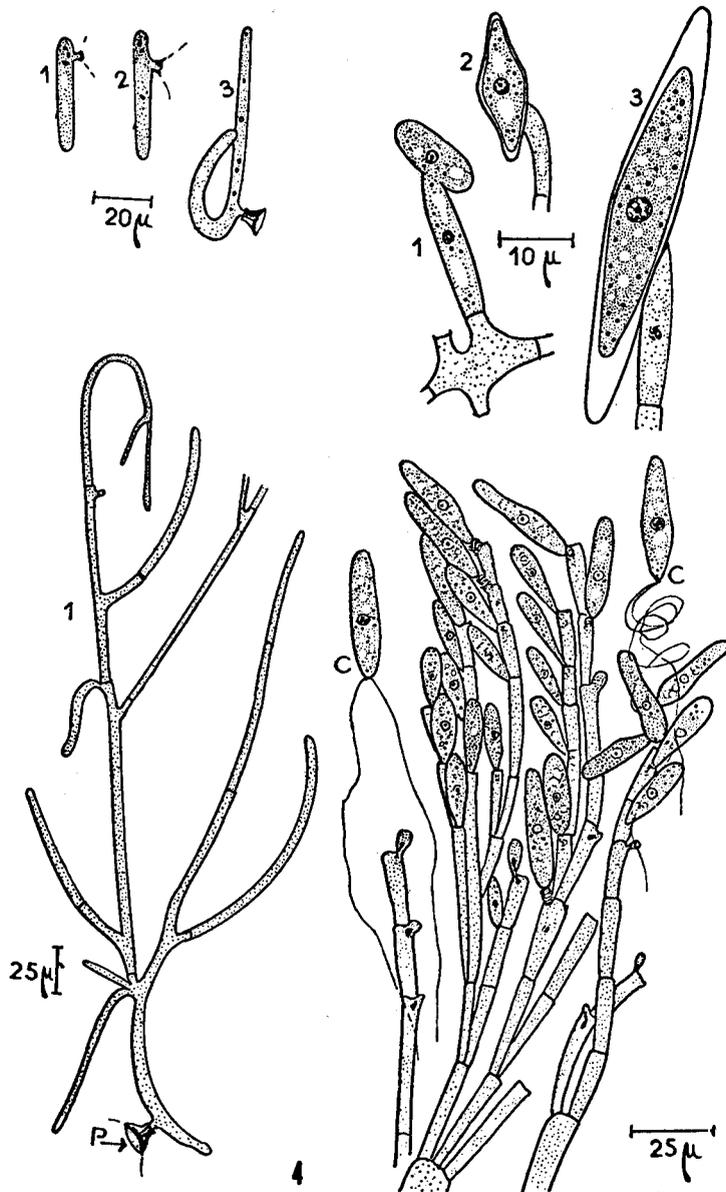


FIGURE 4. *Genistella ramosa* des larves d'*Ecdyonurus forcipula* et de *Baetis rhodani*. A gauche : en haut, 1,2,3 très jeunes thalles; en bas) thalle déjà identifiable. A droite, fructifications : zygospores : très jeune (1), formée (2), sur le point de se libérer (3), et conidies (C). (D'après MANIER, 1962).

Quand la reproduction se fait par conidies, le cytoplasme des extrémités conidiogènes se charge d'inclusions variées, puis il se cloisonne pour donner de 3 à 6 articles uninuclés, ou protoconidies, qui évoluent en conidie = corps ovoïdes, allongés, uninuclés. La protoconidie contient des filaments pelotonnés et quand la conidie se détache du mycélium générateur, elle emporte ses filaments enroulés en spirale et comme englués. Les conidies forment dans leur ensemble des épis, généralement courts (3 à 6 conidies, toutes disposées d'un même côté du thalle). Chaque conidie libérée mesure $31-35\mu \times 6,6-8\mu$; après la libération des conidies, les protoconidies se flétrissent et tombent.

Quand la reproduction se fait par zygospores, de nombreux ponts mycéliens apparaissent et relient en une résille tous les filaments du *Genistella ramosa*; le cytoplasme des ponts et des régions voisines se condense, pendant que les parties voisines se hyalinisent et disparaissent; chaque pont émet une baguette renflée, très chromophile, qui évolue, pour donner une spore biconique, insérée latéralement sur son pédicelle; mûre, cette spore mesure $46-74\mu \times 7-10\mu$; le pédicelle qui mesure de 25 à 30μ de long a 4 à 5μ de large.

G. ramosa a été retrouvé par TUZET et MANIER (1955) chez *Baetis bioculatus* (Dordogne), par WHISLER (1960) chez des larves d'Éphéméroptères de la Sierra Nevada, et MANIER (1962) l'a retrouvé chez les larves d'éphémères des torrents des Hautes-Pyrénées (massif de Néouvielle); les conidies observées mesuraient $33 \times 7,3\mu$ et les zygospores avaient $54,6 \times 7,8\mu$.

b. *Genistella microspora* GAUTHIER, 1960

GAUTHIER (1960) a observé dans l'intestin postérieur des larves de *Baetis pumilus* des environs de Grenoble (Bresson et Tavernolles) des touffes de *Genistella*, du type *ramosa*, et un curieux petit Entophyte, du même groupe, caractérisé par la forme en fer à cheval de ses mastigocystes; il forme un «arbuste» de 300μ de haut, relativement peu ramifié, fixé à la paroi de son hôte par un épaississement discoïdal brunâtre.

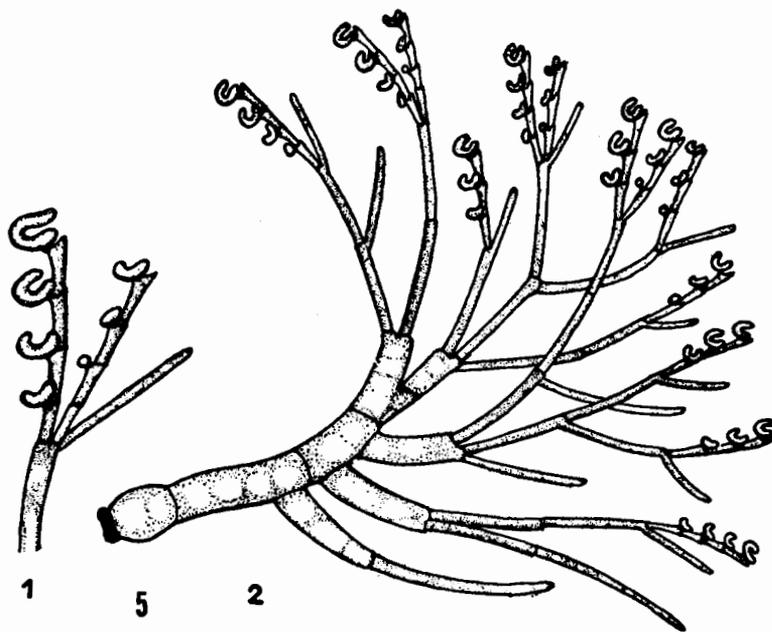


FIGURE 5. *Genistella microspora* : 1) extrémité de rameau avec épi de mastigocystes en formation (X 650); 2) thalle complet avec épis de mastigocystes (X350) (d'après GAUTHIER, 1960).

Le tronc relativement volumineux mesurait, par exemple, 130 à $150\mu \times 20\mu$; quelques cloisons le divisaient en 3 à 4 segments inégaux dont le premier portait à sa base le disque de fixation (Fig. 5); à partir du sommet du deuxième segment ($60\mu \times 20\mu$) naissaient quatre ou cinq grosses branches secondaires. Comme le tronc principal, ces branches avaient une partie principale élargie ($40-50\mu \times 15\mu$), limitée par une cloison, d'où partaient de un à quatre rameaux grêles ($120\mu \times 15\mu$), plus larges à leur base qu'à leur extrémité (3μ). Certains filaments étaient fertiles et portaient un épi unilatéral de mastigocystes; ils étaient toujours accompagnés d'un rameau secondaire, sporulé ou non. En outre, chaque rameau portait de une à trois ramifications secondaires unilatérales (distantes à leur base de 30 à 50μ), pouvant aussi se terminer par un épi de mastigocystes, toujours accompagné par une ramification plus jeune.

Les mastigocystes uninucléés sont petits ($10-11\mu \times 9\mu$).

MANIER (1969) estime que cette espèce doit être reclassée.

REMARQUE : *Genistella rhithrogenae* TUZET et MANIER, 1944 trouvée chez les *Rhithrogena alpestris* de Dordogne, a été invalidée par MANIER (1969) en raison de sa description insuffisante.

2. *Glotzia centroptili* GAUTHIER, 1936

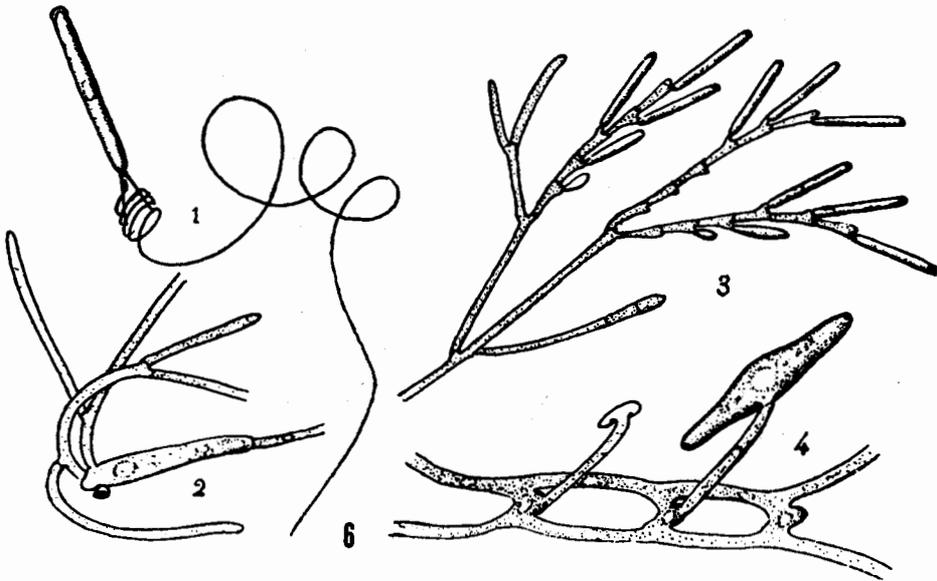


FIGURE 6. *Glotzia centroptili*, *in vivo* : 1) spore asexuée venant de se détacher X 600; 2) partie basilaire et fixatrice d'un pied X 350; 3) épis terminaux fructifères X 350; 4) sexualité; une zygospore mûre et une en voie de formation X 600 (d'après GAUTHIER, 1936).

En 1936, GAUTHIER a découvert un trichomycète qui ne semble pas avoir été revu depuis; cet entophyte vit fixé dans le rectum des *Centroptilum luteolum* des étangs et des rivières du Dauphiné; elle l'a dénommé *Glotzia centroptili*. Il forme des sortes de gerbes rameuses, composées de plusieurs pieds fixés par un pavillon adhésif les uns à côté des autres sur la cuticule rectale, il se termine par des sortes d'épis sporulés, toujours orientés vers l'extérieur. L'entophyte est constitué par un axe principal et des rameaux secondaires, formés par une seule file de cellules uninucléées ($80-140\mu \times 4-5\mu$); la cellule basilaire est plus large et plus courte ($60-70\mu \times 10-12\mu$); elle est fixée à la cuticule de *C. luteolum* par un pavillon latéral et à sa base

naissent 2 ou 3 grosses branches secondaires, qui évolueront comme le premier rameau. Au terme de leur évolution les rameaux différencient des épis fructifères de 100 à 120 μ de long, contenant 6 à 7 cellules sporogènes, donnant par bourgeonnement des spores insérées suivant une hélice allongée (Fig. 6). Chaque spore est en forme de baguette cylindrique (40 μ \times 4 μ); sa paroi, qui est épaisse et réfringente, porte à son extrémité un petit capuchon brillant. Quand elle est mûre, la spore se détache, en entraînant deux courts appendices divergents, rigides et épais, de 10 μ environ, entre lesquels se déroule un filament extrêmement grêle, au moins 7 à 8 fois plus long que la spore (GAUTHIER, 1936).

En outre, certains thalles de *G. centroptili* ont de grosses spores biconiques; elles dérivent de la fusion de deux petits bourgeons émis par deux filaments mycéliens voisins; après la fusion nucléaire des cellules qui se sont ainsi unies, il se forme un court tube (30 μ \times 3 μ), dont l'extrémité se renfle en une masse sphérique, qui grossit, s'incline sur le pédicelle et prend peu à peu la forme d'une navette. Quand elle est mûre, la zygospore mesure 50-60 μ \times 15 μ ; sa paroi est très épaisse, réfringente, son noyau, central.

Cette espèce a été validée par MANIER et LICHTWARDT (1968) dans leur révision des trichomycètes.

3. *Graminella bulbosa* LÉGER et GAUTHIER, 1937

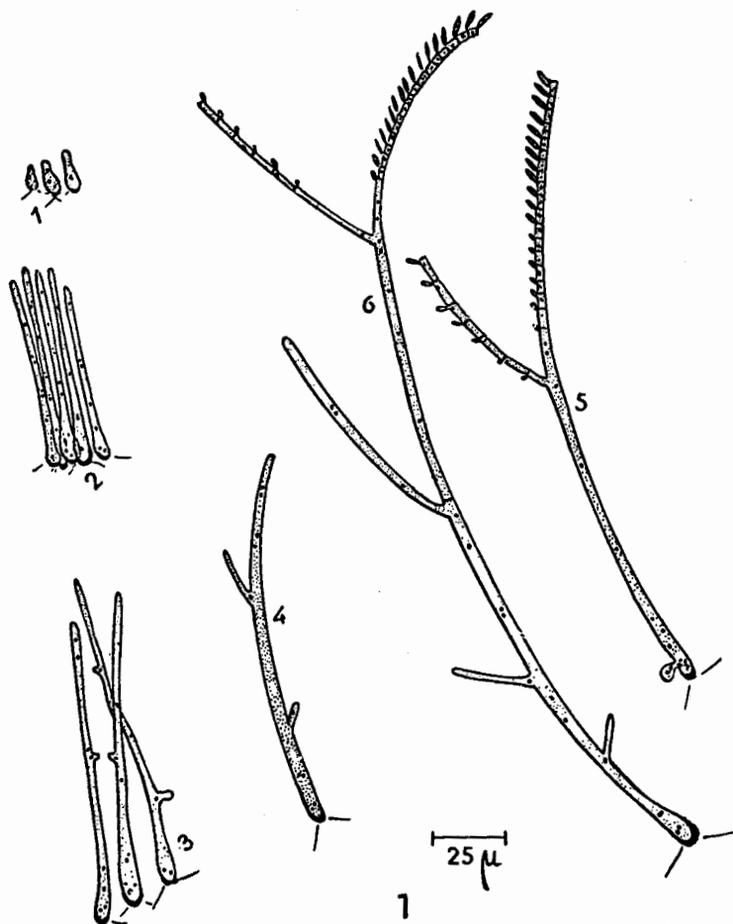


FIGURE 7. Développement du thalle de *Graminella bulbosa* : 1 à 4) stades syncoetiaux; 5 à 6) thalles avec leur épi de conidies (d'après MANIER, 1962).

Ce Trichomycète, trouvé chez les larves des *Baetis* des ruisseaux des environs de Grenoble, a été retrouvé par MANIER (1962) chez les larves des Hautes Pyrénées (massif de Néouvielle); il est beaucoup plus petit que *Genistella*.

Le très jeune trichomycète est pyriforme; il s'allonge pour donner «un filament coenocytique, à noyaux espacés, dont la base bulbeuse» est fixée à la cuticule rectale de l'éphémère par un bouton adhésif. Le filament croît encore, se cloisonne et se dichotomise au-dessous de chaque cloison; il finit par donner trois à quatre courts rameaux stériles, et un à quatre rameaux fructifères. Au terme de son développement *G. bulbosa* atteint $250 \text{ à } 600\mu \times 8 \text{ à } 10\mu$; les rameaux ultimes affinés ont de $2 \text{ à } 3\mu$ de diamètre. Les hyphes fertiles différencient de nombreux noyaux au sein d'un cytoplasme chargé d'inclusions; des cloisonnements surviennent alors rapidement qui donnent un empilement apical de protoconidies uninucléées. Chaque noyau de protoconidie se divise en deux et il apparaît, au sommet de chaque article, une protubérance qui donnera une conidie. Cette dernière est ovoïde ($9-15\mu + 2-3\mu$); les diverses conidies sont groupées en longs épis unilatéraux (Fig. 7). Les hyphes des *Graminella* peuvent être très nombreuses, les unes à côté des autres, leurs épis tournés vers l'extérieur.

Les *Graminella* peuvent encore se multiplier par des bourgeons émis par leur base; ces bourgeons se détachent, se fixent et donnent un mycélium qui se développe au voisinage du précédent; on ne leur connaît pas d'éléments sexués (MANIER, 1962).

4. *Pteromaktron protrudens* WHISLER, 1963

Les larves de *Callibaetis pacificus*, récoltées en Californie (St. Helena Creek) par WHISLER (1963) et celles de *Cloeon dipterum* de l'Hérault (St Gély-du-Fesc), récoltées par MANIER (1969), peuvent abriter ce trichomycète. Il a des trichospores cylindriques ($85-97\mu \times 4-6\mu$), attachées chacune à une cellule subsidiaire, de $21-31\mu \times 4-6\mu$; chaque trichospore porte un long filament; les zygosporos sont inconnues.

Grosso modo, *Pteromaktron protrudens* ressemble à un plumeau, emmanché dans l'orifice anal de l'éphémère (Fig. 8); le manche du plumeau s'insère sur la cuticule proctodéale, le proctodéum ne contient que quelques ramifications courtes et grêles du thalle; le plumeau termine le thalle principal central; il est plus ou moins fourni en cellules sporogènes et en spores.

5. *Spartiella barbata* TUZET et MANIER, 1950

Cette Trichomycétale a un thalle pouvant atteindre 1 mm de haut, le diamètre de la branche principale ayant de $10 \text{ à } 12,5\mu$, le diamètre des ultimes rameaux étant de 5μ . La fixation se fait par la base de la branche principale hypertrophiée, polymorphe, présentant une zone adhésive. Elle porte de lourds épis de 5 à 10 trichospores; ces dernières mesurent de $22 \text{ à } 27\mu$ de long, $7,5 \text{ à } 10\mu$ de large, dans leur partie postérieure et $3,2 \text{ à } 5\mu$, dans leur partie étroite. Le corps des zygosporos mesure de $25 \text{ à } 30\mu \times 6 \text{ à } 7,5\mu$, leur pédoncule a de $3 \text{ à } 3,6\mu$ de haut et de $2,4 \text{ à } 3,3\mu$ de large (MANIER, 1969).

Ce trichomycète a été trouvé sur des larves de *Baetis gemellus* et de *B. rhodani*, dans l'Hérault.

La biocoenose entre Trichomycètes et Éphéméroptères est une pure phorésie: la moisissure est fixée sur la cuticule chitinisée du proctodéum, comme les Vorticelles le sont sur le dos de l'éphéméroptère; à aucun moment le pavillon de fixation du trichomycète ne sécrète de chitinase, effondrant les tissus de l'hôte qui le transporte. L'éphéméroptère assure la dissémination du trichomycète, qui est finalement rejeté avec l'exuvie, et la contamination de nouveaux hôtes se fait, soit par l'ingestion directe des éléments de propagation des trichomycètes, soit par l'ingestion des exuvies, contenant kystes, spores ... etc.

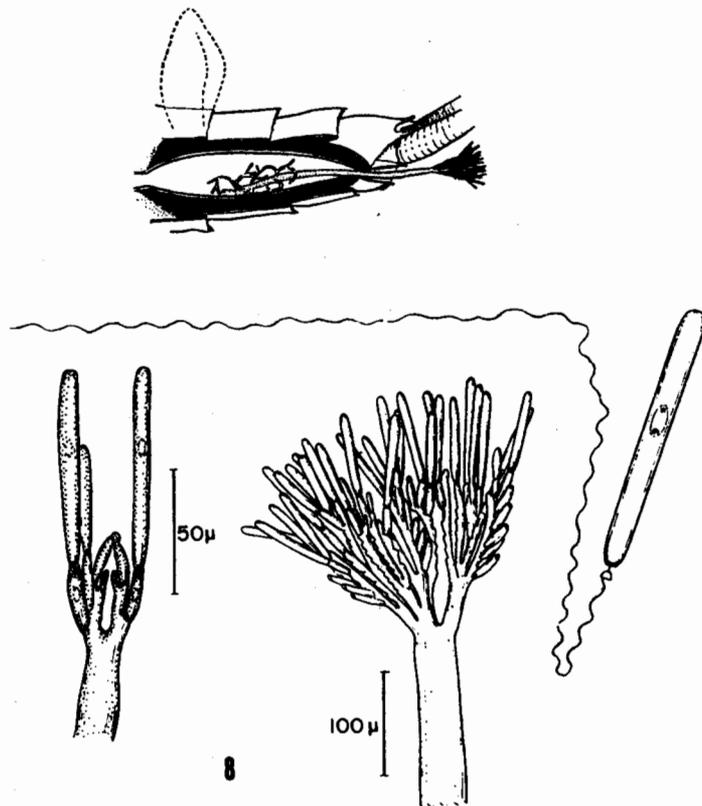


FIGURE 8. Infestation de *Callibaetis pacificus* par *Pteromaktron protrudens*. En haut : position du trichomyxote dans le prothodæum de l'éphémère. En bas : à gauche) zone sporogène, au début de la différenciation, avec ses cellules subsidiaires et ses conidies; au milieu) aspect en plumeau du thalle à la fin de la sporogénèse; à droite) conidie libérée, avec sa formation proximale caractéristique, en tête d'épingle et son très long appendice filamenteux. (D'après WHISLER, 1963).

γ. Champignons entomophytes mal définis :

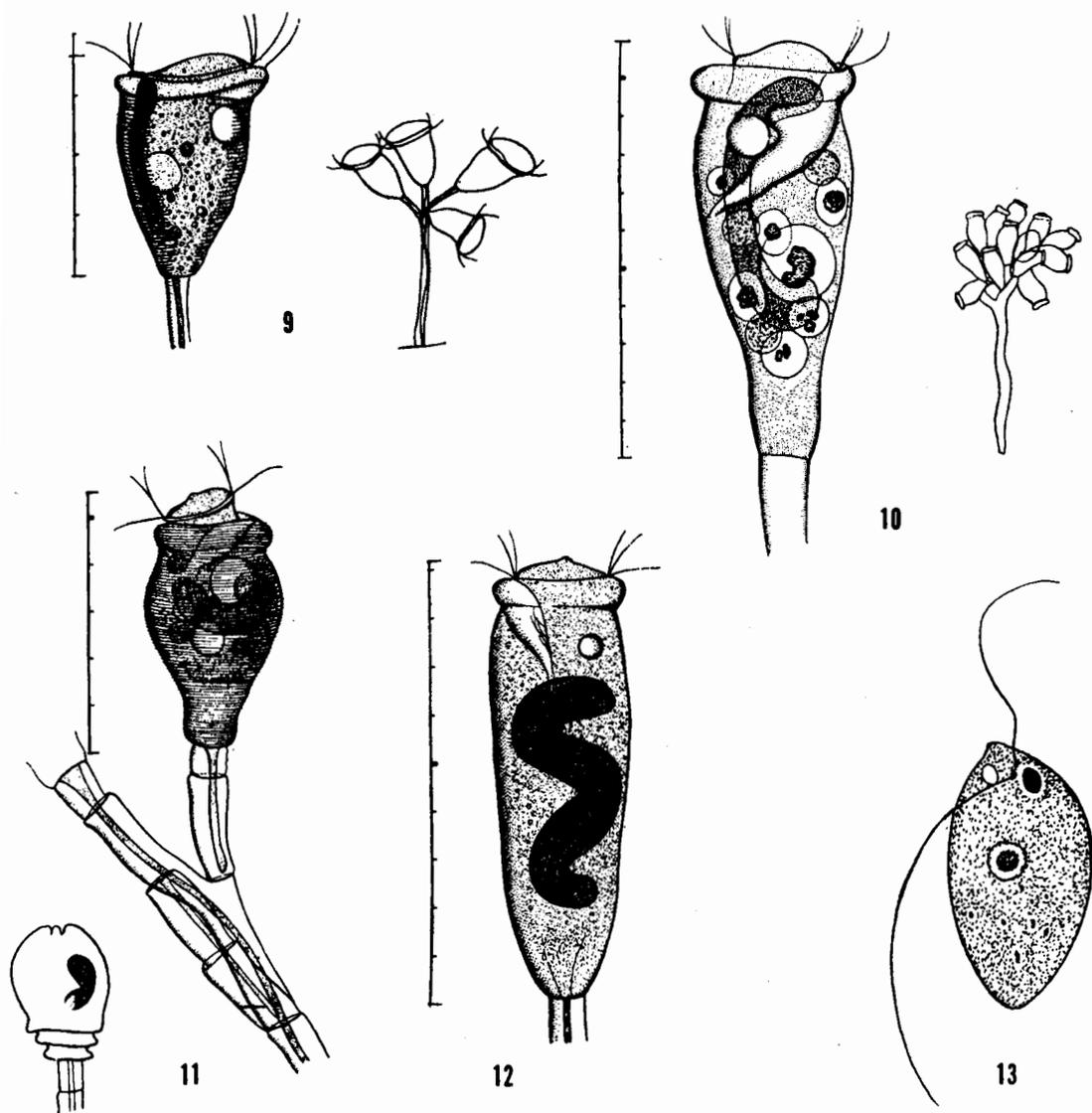
Epichloea divisa GIARD, 1889

En 1889, GIARD créait un nouveau genre : *Epichloea*, pour un champignon parasite d'un adulte de *Cloeon dipterum*, trouvé sur une feuille d'aulne, provenant des marais de Loeuilley ; l'insecte fixé sur la feuille dans sa position naturelle semblait retenu par une matière glutineuse sécrétée par son envahisseur. Ce dernier apparaissait, à la dilacération de l'Insecte, comme constitué d'articles cylindriques très courts portant à chacune de leurs extrémités, une ou deux spores, mesurant un peu plus de 10μ . Il existait aussi, mais beaucoup plus rarement, des débuts de mycélium. Vues très grossies, les spores étaient ovoïdes, allongées et portaient à chaque extrémité de très petits globules gras ; ces spores germaient, tantôt par une seule extrémité, tantôt même par les deux. Il semble que nul n'ait revu le thallophyte que GIARD signalait à l'attention des cryptogamistes et des entomologistes, il y a 82 ans.

2° ALGUES

Les larves d'éphéméroptères peuvent intervenir dans la dispersion de certaines algues; en effet, en mettant en culture *in vitro* les eaux de lavage d'éphémères de l'Oklahoma, il a été possible d'obtenir diverses algues; les *Hexagenia* transportent des Cyanophycées (*Anabaena* sp. et *Phormidium* sp.) (STEWART et SCHLICHTING, 1966); les Baetidae, les *Isonychia* et les *Caenis*, de la même région des U.S.A., véhiculent souvent des Chlorophycées (*Chorella*), ou des Cyanophycées (*Microcystis*) (STEWART et col., 1970); les *Hexagenia* peuvent aussi transporter des Chlorophycées (*Chlamydomonas* et *Chlorococcum*) (STEWART et SCHLICHTING, 1966).

3° PROTOZOAIRES



3a. *Externes*

a. Péritriches (Ciliata, Peritrichida, Epistylidae et Vorticellidae)

De nombreux Péritriches ont été trouvés fixés sur *Baetis*, *Cloeon*, *Ephemerella*, *Ephemerella*, *Eurycaenis*, *Heptagenia*, *Torleya* [NENNINGER (1948), BIEGEL (1954)]. Très généralement, il s'agit de Péritriches non spécialisés, s'attachant aussi bien sur des végétaux, des animaux, des pierres, ou substrat inerte quelconque; cependant, 40 % des Péritriches de la région d'Erlangen semblent être spécialisés et préfèrent une seule espèce d'Éphémère, ou des espèces très apparentées entre elles.

Quelques Péritriches inféodés aux éphémères ont été parfaitement décrits (Fig. 9 à 12) par NENNINGER (1948) :

- *Baetis* sp., transporte *Vorticella similis* STOKES-NOLAND et *V. octava* STOKES.
- *Cloeon dipterum*, peut porter des *Carchesium epistylis* CLAP. et LACHM. (Fig. 11), des *C. erlangensis* NENNINGER, des *Epistylis lacustris* IMHOFF var. *magna* (Fig. 10), des *Vorticella cupifera* KAHL., des *V. octava* STOKES, des *V. similis* STOKES-NOLAND et des *Zoothamnion simplex* KENT. var. *minor* (Fig. 9).
- *Ephemerella vulgata* porte souvent des *Vorticella extensa* KAHL. var. *macronucleata* (Fig. 12).
- *Ephemerella* sp., peut porter des *Epistylis plicatilis* EHRENB.
- *Eurycaenis harrisella* a été trouvée avec des *Opercularia nutans* EHRENB.
- *Heptagenia sulphurea* peut avoir des *Carchesium polypinum* f. *corymbosum* PÉNARD.
- *Torleya belgica* transporte des *Pyxicola* (*Cothurnia*) *pusillae* WRZESNIEWSKY.

Des larves de *Cloeon*, observées par ŠRÁMEK-HŮSEK (1948) et par BIEGEL (1954), transportaient des *Pseudocarchesium erlangensis* NENNINGER, et des larves d'*Ephemerella vulgata*, examinées par MATTHES, portaient des *Opercularia berberina* (L.).

On ne sait dans quelle mesure le commensalisme des péritriches sur les éphéméroptères est occasionnel, dû au hasard, et dans quelle mesure le péritriche choisit son transporteur : il n'est pas irrationnel d'envisager que quelque sécrétion, quelque excrétion, ou quelque qualité particulière du tégument, ... pourrait conditionner le choix de l'hôte. L'intervention du hasard dans la fixation des *Epistylis* semble probable, puisqu'on les rencontre aussi bien sur *Asellus*, *Carinogammarus*, *Planorbis*, *Lymnaea*, voire *Ceratophyllum*, que sur *Ephemerella*; de même, l'association vorticelle-éphémère semble être occasionnelle.

β. Mastigophora, Protomonadida, Bodonidae. Certains éphéméroptères, tels *Isonychia* sp. et *Caenis* sp., véhiculent des Protomonadines du genre *Bodo* EHRENBERG; il suffit de mettre en culture l'eau de lavage de l'éphémère pour obtenir ce protozoaire mastigophore (Fig. 13) (STEWART et col., 1970), petit flagellé incolore, dont les espèces sont difficiles à distinguer.

3b. *Internes*

a. Microsporidies (Cnidosporidia)

Les premiers protozoaires parasites internes d'éphémères semblent avoir été vus par VAYS-SIÈRE (1882). Il a signalé la présence, dans la cavité générale d'*Heptagenia longicauda*, de

FIGURES 9 à 12, Péritriches inféodés à des éphémères (d'après NENNINGER, 1948) : fig. 9, *Zoothamnion simplex* var. *minor*, fixé sur *Cloeon dipterum*; fig. 10, *Epistylis lacustris* var. *magna*, fixé sur *C. dipterum*; fig. 11, *Carchesium epistylis*, fixé sur *C. dipterum*; fig. 12, *Vorticella extensa* var. *macronucleata*, fixé sur *Ephemerella vulgata*.

FIGURE 13. Aspect général d'un *Bodo* (imité de MACKINNON et HAWES, 1961).

corps arrondis, assez gros, de teinte blanchâtre. Ces corps, au nombre de deux ou trois dans chaque individu, adhéraient plus ou moins au tube digestif; il en a donné une figuration difficile à interpréter (Fig. 14); les kystes contenaient, dit-il, des «pseudo-navicules,» elliptiques ou arrondies, hyalines et réfringentes; certaines d'entre elles portaient une sorte de creux «en leur milieu» et quelques-unes paraissaient être sur le point de se diviser. Il semble que ce soit des Protozoaires microsporidiés que ces parasites se rapprochent le plus.

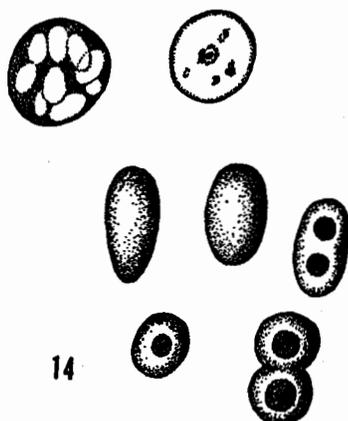


FIGURE 14. Parasites coelomiques, «pseudo-navicules,» trouvés chez *Heptagenia longicauda* par VAYSSIÈRE (d'après VAYSSIÈRE, 1882).

En fait, les imperfections des fixations d'une part et des microscopes d'autre part ne permettaient pas, au siècle dernier, de définir les caractéristiques d'aussi menus parasites; avec le XX^e siècle ils ont enfin pu être étudiés correctement et on en distingue aujourd'hui toute une série.

En 1910, LÉGER et HESSE ont rencontré dans des larves d'*Ephemerella vulgata* trois genres différents de Cnidosporidies : l'un vit exclusivement dans les cellules épithéliales intestinales, c'est un *Nosema* typique probablement vu par SCHNEIDER, et qu'ils désignèrent par le nom de *N. schneideri*. Le deuxième, qui vit dans le corps gras, et si singulier par sa sporulation qu'il incita LÉGER et HESSE à créer le genre *Stempellia*. Le troisième, qui vit aussi dans le corps gras, présente des caractères mixtes, tenant à la fois des Microsporidies et des Myxosporidies de sorte que ces chercheurs le dénommèrent *Telomyxa glugeiformis*.

Nosema schneideri peut exister avec l'une ou l'autre des deux formes précédentes, mais *Stempellia* et *Telomyxa* ne coexistent pas.

A. Nosematidae

1. *Nosema*

a. *Nosema schneideri* LÉGER et HESSE, 1910

Les schizontes sont sphériques; ils ont 2μ de diamètre; ils se multiplient activement par

division binaire, au sein de la cellule intestinale-hôte qui, finalement, est remplie de sporontes monosporés et de spores qui la distendent. Les spores mûres tombent, par paquets, dans la lumière intestinale. Ce sont des spores ovoïdes ($4\mu \times 2\mu$), pourvues d'un long filament (90μ). Le pôle par lequel s'échappe le filament porte une petite calotte chromophile. Le parasite ne provoque pas d'hypertrophie cellulaire et respecte le noyau.

b. *Nosema baetis* KUDO, 1921. [Planche Ia, b.]

Des *Baetis* sp. de la région d'Urbana peuvent être infestées par un *Nosema baetis* KUDO, 1921 (8 cas sur 42 examinés); les parasites s'attaquent au tissu adipeux, qui prend un aspect blanc crayeux; quand le parasitisme est floride, le thorax de l'éphémère est distendu et la nage lente, car les muscles comprimés par les parasites s'atrophient. Les tissus fortement infestés de l'éphémère n'infestent pas les larves de *Culex pipiens* âgées de trois jours, au laboratoire.

Le schizonte, c'est-à-dire la forme parasite intracellulaire la plus jeune, est un petit corps rond, d'environ 3μ de diamètre, à noyau relativement grand, entouré par un espace étroit et clair. Le cytoplasme qui est dense, granuleux, se colore en bleu brillant par le Giemsa. Le schizonte se multiplie par fission binaire: le noyau se divise en deux parties qui se déplacent vers deux pôles opposés et se séparent; les schizontes-fils répètent la même opération jusqu'à ce que le tissu adipeux de l'éphémère soit totalement remplacé par les parasites (Fig. 15). Les jeunes sporontes arrondis s'allongent et donnent des spores pourvues d'une capsule polaire, bien visible après coloration suivant Fontana. L'hématoxyline de Heidenhain colore les jeunes spores en noir, ne laissant incolore qu'un faible espace, où se situe une mince ligne médiane, longitudinale; après coloration par le Giemsa, la spore est uniformément rosée, avec un amas central rouge foncé, de forme variable. La spore mûre mesure 3 à 4μ de long sur 1,5 à $2,5\mu$ de large; son filament polaire, extrait par simple pression, mesure entre 94 et 135μ ; elle est recouverte d'une membrane épaisse, qui s'oppose aux colorations. Les noyaux des cellules adipeuses parasitées s'hypertrophient: alors que les noyaux normaux mesurent environ 8μ , les noyaux des cellules parasitées atteignent des 25 et même 30μ ; ils sont souvent en mitose. Les leucocytes des *Baetis* infectées phagocytent apparemment les spores du *Nosema*, car ils en contiennent souvent une ou deux; ils ne contiennent jamais de formes jeunes du parasite, mais exclusivement des formes mûres (KUDO, 1923).

En 1946, WEISER a retrouvé, en Bohême, *Nosema baetis* chez *Cloeon dipterum*, *C. rufulum*, *Caenis macrura* et *Centropilum luteolum*.

c. *Nosema ephemeræ* LUTZ et SPLENDORE, 1908

Cette espèce est décrite chez des larves d'*Ephemerella* sp. au Brésil; ses spores mesurent $2 \times 0,6\mu$; elle ne forme pas de kystes.

d. *Nosema leptophlebiae* WEISER, 1946.

WEISER (1946) a décrit cette espèce chez les larves de *Leptophlebia vespertina* en Bohême. Dans certains cas, les larves sont complètement digérées par les microsporidies, qui les transforment en un sac de spores.

e. *Nosema tatræ* WEISER, 1956. [Planche Ic.]

WEISER (1956) a décrit cette espèce chez les larves d'*Ephemerella ignita* dans les montagnes du haut Tatra en Tchécoslovaquie.

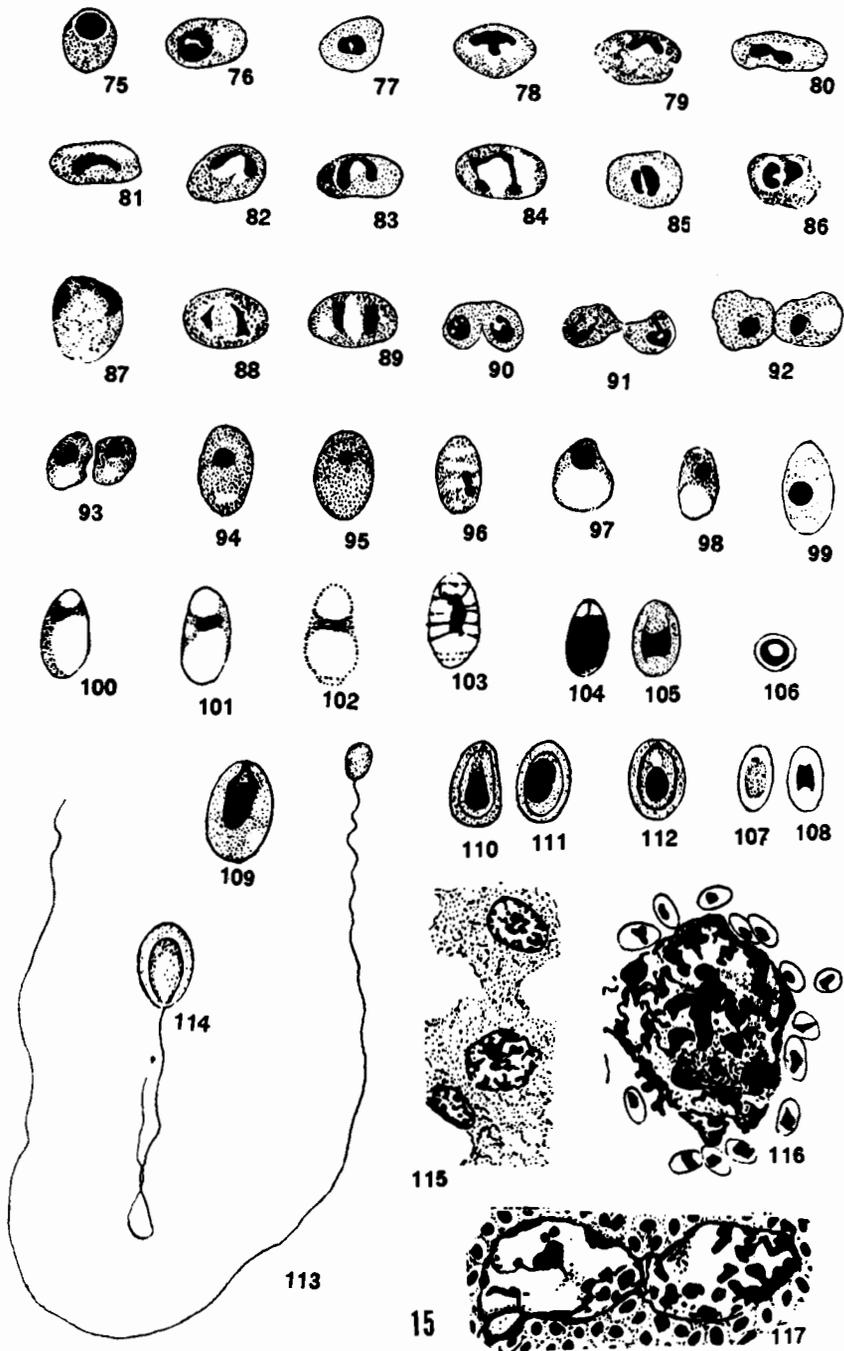


FIGURE 15. Evolution de *Nosema baetis* : 75) schizonte; 76 à 93) schizontes à divers stades de la division binaire; 94 à 103) développement de la spore; 104) jeune spore; 105 à 112) divers stades de maturation; 109 à 112) spores; 113 et 114) extrusion du filament sporale; 115) noyaux du tissu adipeux normal; 116) noyaux hypertrophiés du tissu adipeux parasité; 117) noyaux hypertrophiés, résultant de la division d'un seul noyau (d'après KUDO, 1921).

2. *Gurleya legeri* HESSE, 1903. [Planche II d.]

En 1903, HESSE remarqua, à la dissection d'*Ephemerella ignita* (de la Haute-Saône), une microsporidie dont les pansporoblastes contenaient quatre spores. Les larves d'éphémères parasités pouvaient être reconnues dès le premier coup d'œil, car elles portaient au thorax une voussure latérale. Le parasite s'installe dans le tissu adipeux, qu'il transforme peu à peu en une bouillie d'aspect crayeux, presque uniquement faite des spores de la microsporidie; il en existe de deux sortes, des micro- et des macrospores. Les pansporoblastes à microspores ($11\mu \times 5\mu$) ont leurs spores disposées en deux rangées de deux spores; de rares pansporoblastes, plus petits ($8,5\mu \times 5\mu$), ont leurs spores disposées sur un seul rang. Ces pansporoblastes à macrospores ($8\mu \times 5\mu$) ne contiennent pas plus de 3 spores, disposées côte à côte.

Les microspores mesurent $4-5\mu \times 2,5\mu$, alors que les macrospores mesurent $5-6\mu \times 3-4\mu$.

Sous l'effet de l'acide sulfurique les microspores dévaginrent un filament spiralé de 24 à 25 μ de long.

3. *Thelohania*

a. *Thelohania mutabilis* KUDO, 1923

L'infection microsporidienne des *Ameletus ludens* (en Pennsylvanie) ne s'accompagne d'aucune atrophie musculaire, de sorte que les larves atteintes nagent normalement, contrairement aux *Baetis* parasitées par *Nosema baetis*; la microsporidie a un développement analogue à celui de *Thelohania mutabilis*, vu par KUDO, 1923. Les jeunes schizontes sont de petits éléments ronds, uninucléés, qui envahissent le cytoplasme des cellules de l'hôte; ils se multiplient soit par fission binaire, soit par divisions répétées, pour donner de 2 à 8 individus-fils. Chacun des schizontes croît en un sporonte à noyaux vésiculeux, qui différencie 8 sporoblastes et parfois seulement 4. Les spores sont ovales ou pyriformes; vues en coupes, elles apparaissent circulaires. Vues à frais, les spores semblent finement granuleuses, soit uniformément, soit avec un espace clair à l'une de leurs extrémités. Les spores, vues à frais, mesurent 3,8 à 5,5 μ de long pour 2,5 à 3 μ de large (Fig. 16). Une simple pression extérieorise le filament polaire, qui atteint 70 μ en moyenne.

b. *Thelohania baetica* KUDO, 1923

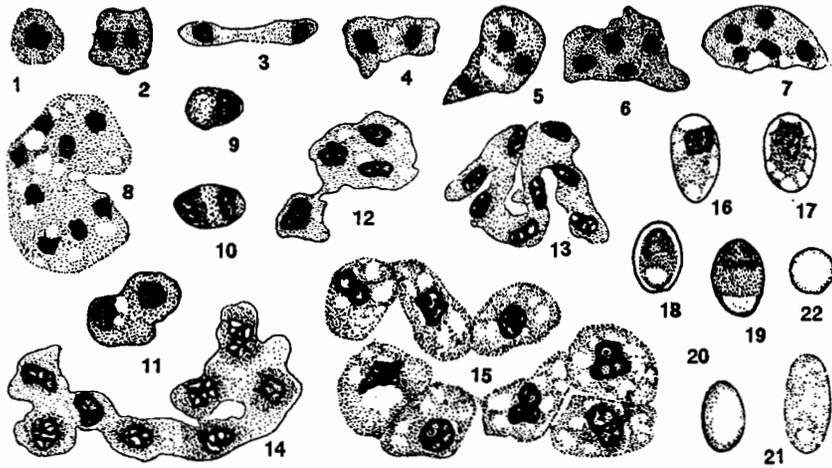
Les *Baetis pygmaeus* (?) des environs de New-York (Spring Valley), parasitées par *Thelohania baetica* KUDO, 1923, paraissent absolument normales par leur teinte et leur comportement; leurs microsporidies évoluent comme les précédentes, les sporontes sont tous octosporoblastiques. Les spores sont ovales et très réfringentes; leur membrane est épaisse et leur contenu finement granuleux occupe tout l'espace intra-sporal, sauf une petite cavité polaire en croissant; les spores sont très chromophiles, sauf l'espace polaire; ce dernier est traversé par le filament polaire (Fig. 17). La taille des spores est très uniforme ($4-4,5\mu \times 2,5\mu$). Le filament polaire déroulé a 100 μ de long.

c. *Thelohania wurmi* WEISER, 1946

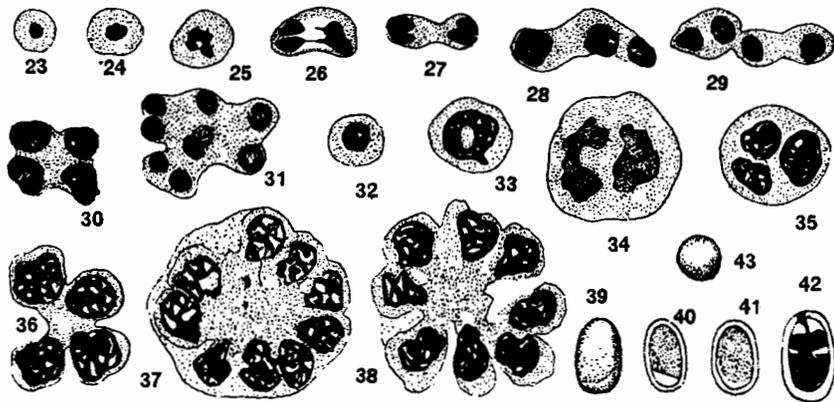
L'espèce est décrite chez *Baetis pumilus*, en Tchécoslovaquie.

d. *Thelohania rhithrogenae* WEISER, 1946. [Planche II f.]

Les corps adipeux de *Rhithrogena hybrida* sont parasités par cette microsporidie.



16



17

FIGURE 16. Cycle vital de *Thelohania mutabilis* : 1 à 8) schizogonie ; 9 à 15) sporogonie ; 16 à 19) développement des spores ; 20 à 21) spores fraîches ; 22) spore vue en coupe (d'après KUDO, 1923).

FIGURE 17. Cycle vital de *Thelohania baetica* : 23 à 31) multiplication schizogonique ; 32 à 38) sporogonie ; 39 à 41) spores fraîches ; 42) spore colorée par l'hématoxyline au fer ; 43) coupe de la spore (d'après KUDO, 1923).

4. *Stempellia mutabilis* LÉGER et HESSE, 1910

Au terme de son évolution cette microsporidie existe sous forme de kystes, sphériques ou ovoïdes, disséminés dans le corps adipeux et autour desquels les cellules de l'hôte acquièrent des tailles variées (jusqu'à 120μ) ; elles contiennent de nombreux parasites, la plupart au stade de sporonte. Ces derniers évoluent soit vers le type octosporé (comme les *Thelohania*), soit vers le type tétrasporé (comme les *Gurleya*), soit vers le type disporé (comme les *Nosema*). La taille des spores varie entre 2μ et 6μ ; ce sont les spores isolées qui sont les plus volumineuses ; celles qui sont groupées suivant le type *Gurleya* sont piriformes, les autres sont très généralement ovoïdes.

5. *Trichodubosquia epeori* LÉGER, 1926. [Planche IIe.]

Chez toutes les microsporidies connues jusqu'en 1926, le sporonte mûr était extrêmement simple, de forme et de structure : sphérique ou ovoïde, à membrane lisse, mince, chromophile ; LÉGER fit alors connaître une microsporidie dont les pansporoblastes contenaient 16 spores et qu'il dénomma *Trichodubosquia epeori*, du nom des *Epeorus* (des torrents du massif de Belle-donne) où il trouvait cette microsporidie. Le même parasite existe chez les *Rhithrogena semicolorata* du même habitat.

Cette microsporidie se distingue de toutes les autres par les 4 prolongements rigides (en aiguille) de ses sporontes. Les larves d'*Epeorus alpicola*, qu'on trouve dans le même biotope que les deux précédentes, ne sont pas infestées et les larves d'*Ecdyonurus*, pas davantage.

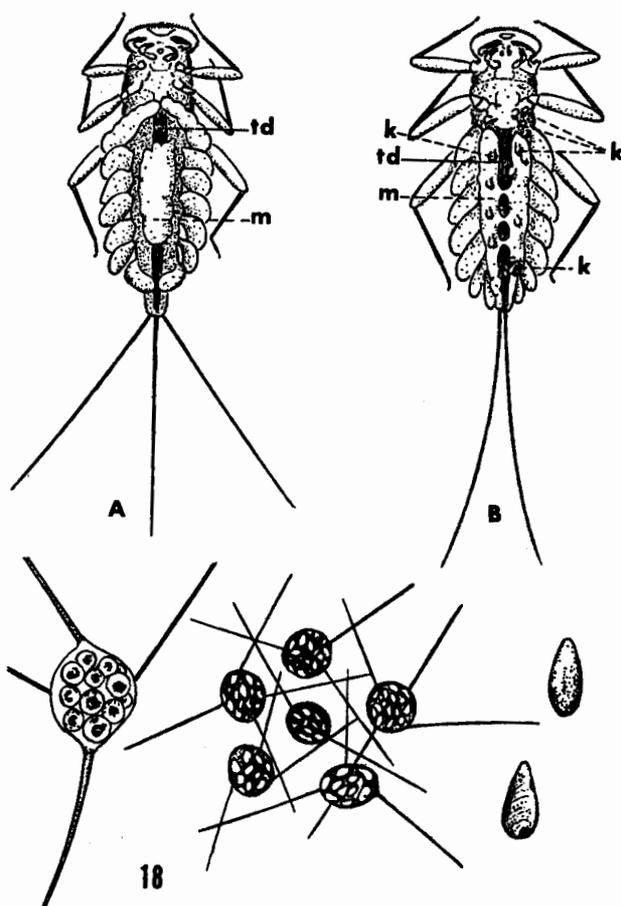
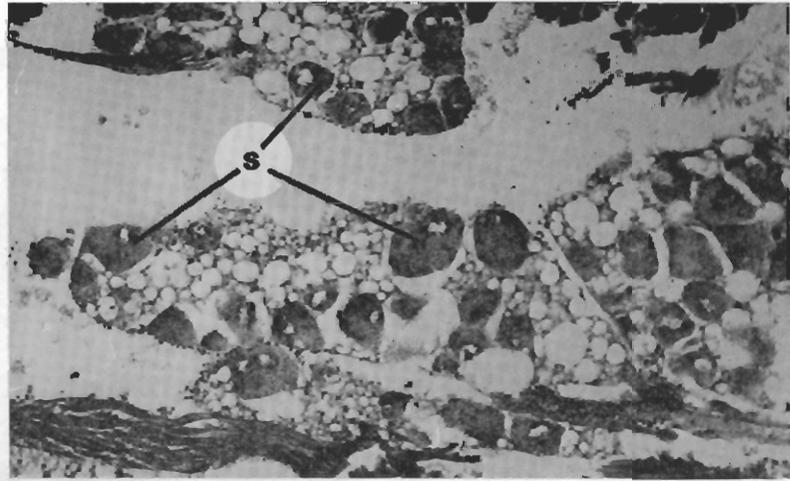
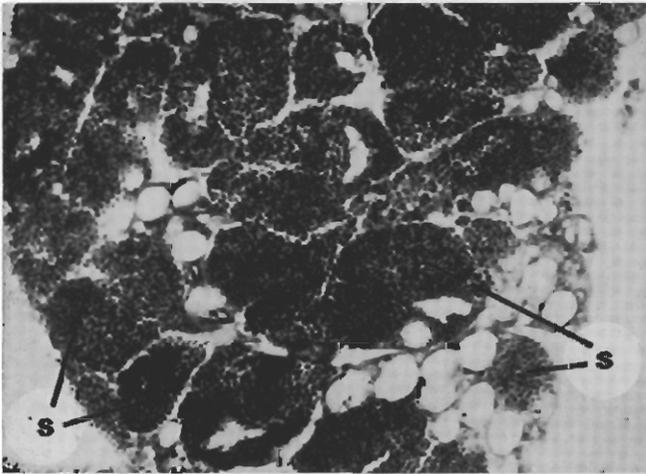


FIGURE 18. Infestation par *Trichodubosquia epeori*. En haut : larves de *Rhithrogena* (A) et *Epeorus* (B); t d = tube digestif; m = amas parasitaires; K = kystes, ou pendeloques parasitaires. En bas : à gauche) sporonte au stade de sporoblaste; à droite) sporontes mûrs, à 12 spores et spores isolées. (D'après LÉGER, 1926I.)

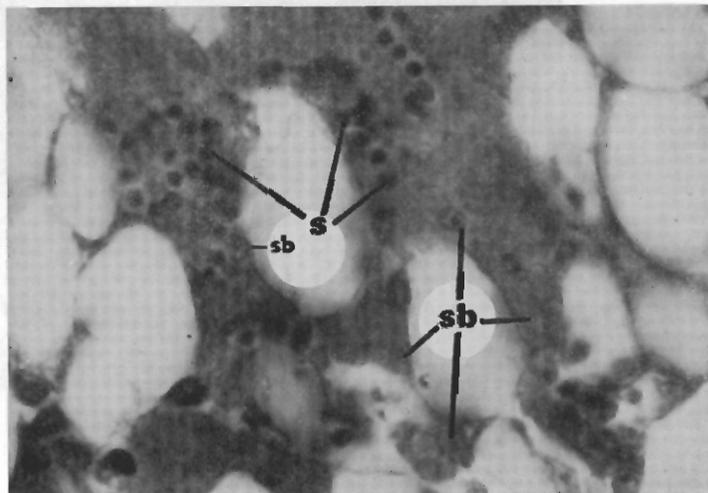
Le parasite est souvent groupé en masses : tantôt en un seul gros sac allongé, blanchâtre, remplissant la majeure partie de l'abdomen ventral et couvrant le tube intestinal, tantôt en plusieurs amas disposés longitudinalement, parallèlement à l'intestin (Fig. 18); et tantôt enfin groupé en un seul amas, unilatéralement disposé. Les larves infestées périssent très



a



b



c

PLANCHE I

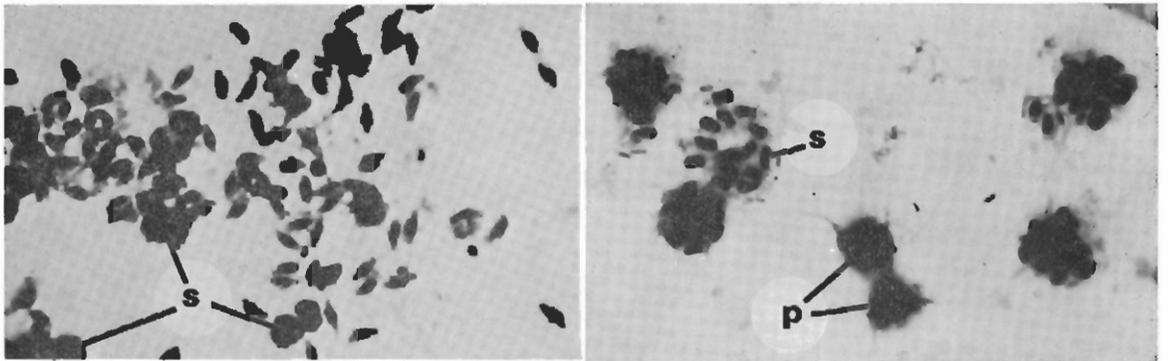
Microsporidies

a. Stades végétatifs et spores (s) de *Nosema baetis* dans le tissu adipeux d'*Ecdyonurus tenosus*.

b. Spores (s) de *Nosema baetis* dans le tissu adipeux de *Cloona dipterum*.

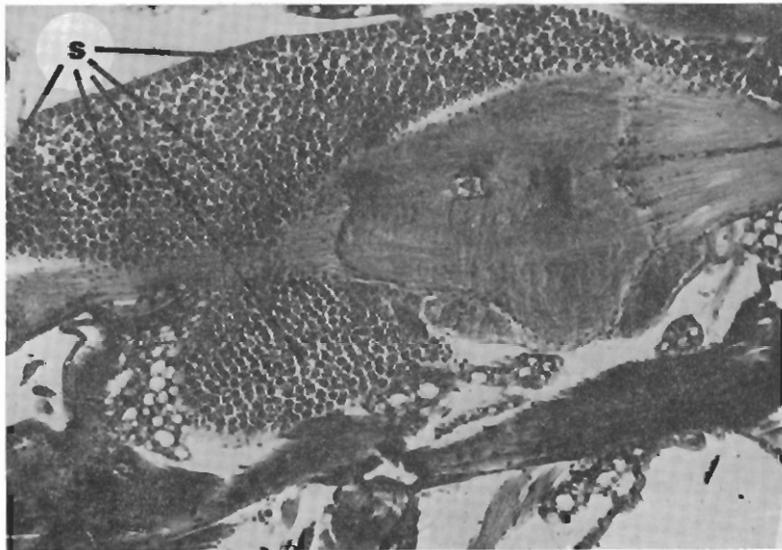
c. Spores (s) et sporoblastes (sb) de *Nosema tatrlica* dans le tissu adipeux d'*Ephemerella ignita*.

(Préparations et photographies de WEISER.)

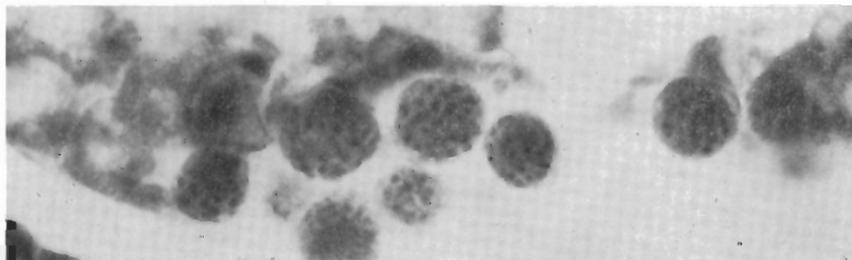


d

e



f



g

PLANCHE II

Microsporidies

d. Spores (s) de *Gurlya legrei* chez les larves d'Éphéméroptères.

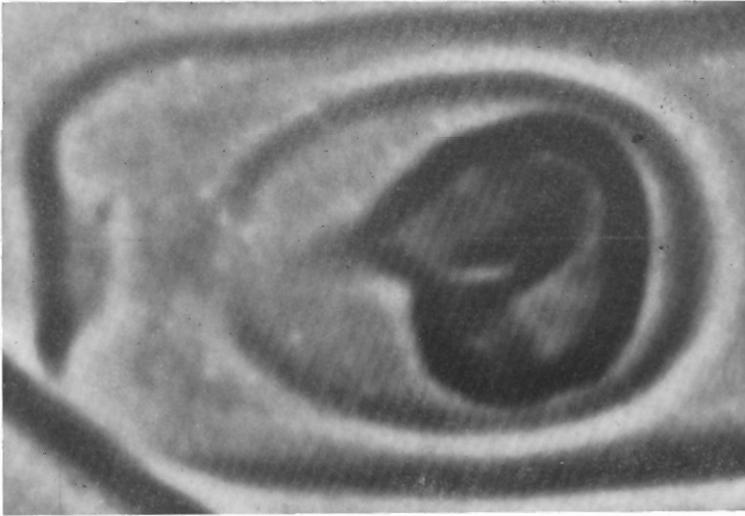
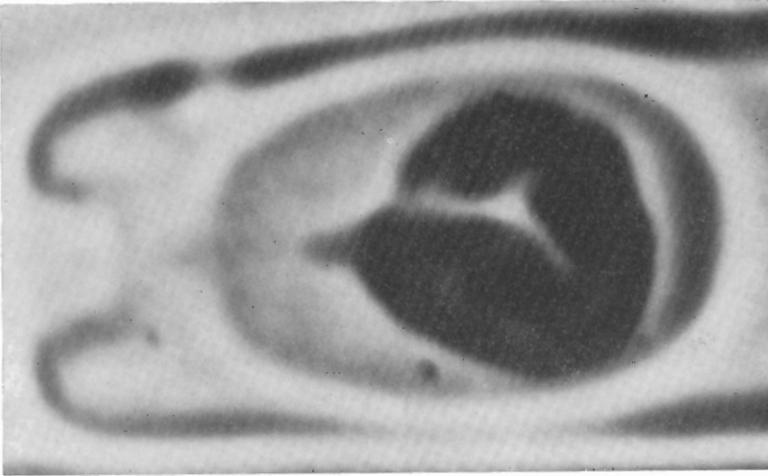
e. Spores (s) et pansporoblastes (p) de *Trichodactyospora epeori*.

f. Spores (s) de *Phlebotomium rhithrogenae* dans le tissu adipeux de *Rhithrogena hybrida*.

Haplosporidies

g. *Haplosporidium bayani* chez une larve de *Baetis* sp.

(Préparations et photographies de WEISEL.)



h

PLANCHE III

h. Deux aspects de *Spiruella adipophila* après coloration, à l'extrémité du ruban.

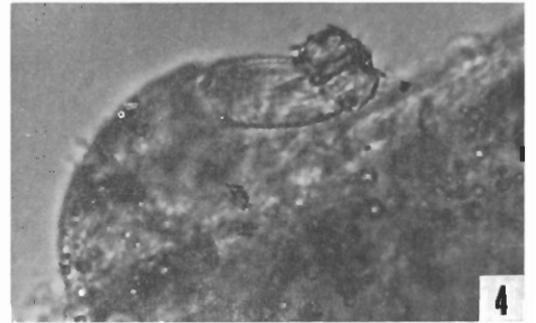
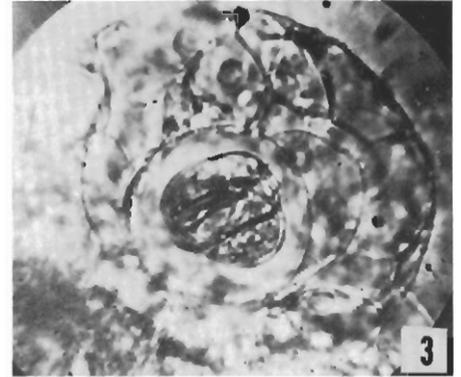


PLANCHE IV

i. *Chordates japonensis* : 1. Pénétration de la larve dans le paroi intestinale de *Clocon* 6 heures après l'inoculation ; 2. Kyste de 6 jours dans une larve de *Clocon* ; 3. Kyste de 8 jours dans un subimago de *Clocon* ; 4. Kyste de 7 jours de type *Clocon* montrant l'activation de la larve lors de son expulsion de l'enveloppe cellulaire (photographies d'INOUE; d'après INOUE, 1960).

j. *Hygrobatas longipalpis* adultes (longueur 1,5 mm) sur une larve d'Éphéméroptère, récoltée dans la région de Kiel (d'après BÖTTGER, 1973).

généralement avant la nymphose. Le tissu adipeux est rempli de sporontes mûrs ; les quelques cellules adipeuses qui persistent entre les parasites ne montrent aucune hypertrophie, cytoplasmique ou nucléaire. Les sporontes sont petits, sphériques (9 à 10 μ), ils renferment 16 spores étroitement tassées ; les sporontes sont hérissés de quatre prolongements transparents, rigides comme de petites aiguilles et mesurant de 20 à 22 μ ; fort difficiles à voir à l'état frais, ils sont bien mis en évidence par les imprégnations argentiques. Les quatre prolongements des sporontes sont le plus souvent disposés en croix et insérés à égale distance sur le même équateur ; une fois étendus, deux prolongements divergent dans la direction d'un pôle et les deux autres divergent en sens contraire. Certains sporontes n'ont que trois aiguilles et seulement 12 spores, et rarement on trouve des sporontes ovoïdes à 8 spores et 2 aiguilles ; cependant il n'existe pas de corrélation entre le nombre des spores (et la taille des sporontes) et le nombre de leurs aiguilles. Les spores sont du type acuminé, en grain de raisin ; elles ont 3 à 4 μ de long et sur le vivant n'ont pas de vacuole. Après coloration, le noyau apparaît dans la base renflée de la spore et, vers le sommet, de chaque côté, il existe deux points chromophiles, qui sont peut-être des noyaux valvaires ; on devine des spires du filament serrées à l'intérieur de la spore, au-dessus du germe.

Les prolongements aciculés du sporonte existent avant que les spores soient individualisées.

Comme au temps de LÉGER (1926) cette Microsporidie parasite des larves d'Ephémères reste apparemment unique en son genre.

6. *Pleistophora*

a. *Pleistophora vayssieri* (HESSE, 1905)

Les *Baetis rhodani*, du nord-est de la Haute-Saône (Montessex), sont parasitées par *Pleistophora vayssieri* (HESSE), à sporoblastes polysporés ; la présence de la microsporidie est trahie par une teinte crayeuse, de la face ventrale des larves, caractéristique des Glugéidées ; les larves jeunes, parasitées, sont beaucoup plus fréquentes que les larves âgées, ce qui semble indiquer que l'affection est souvent mortelle chez les jeunes larves.

Le parasite envahit le «corps adipeux» qu'il infiltre irrégulièrement, sans constituer d'amas kystiques nettement délimités ; lorsque l'infestation est massive le «corps adipeux» a disparu et on ne trouve à sa place qu'un nombre énorme de spores, comprimant tous les organes.

Les sporoblastes sont ovalaires (ils ont alors 6 à 9 μ de large et 9 à 12 μ de long), ou sphériques (ils ont alors 8 à 10 μ de diamètre). Les spores sont piriformes ; elles ont 3 à 4 μ suivant leur grand axe et 1 à 2 μ de plus grande largeur. Elles portent à leur extrémité postérieure une petite vacuole, parfois invisible, si la spore est très réfringente. A la partie antérieure, la capsule polaire est visible dans de nombreuses spores ; cette extrémité semble coiffée d'un petit bouchon qui se détache lors de la dévagination du filament. Cette dévagination est obtenue facilement par l'action de l'eau iodée sur les spores fraîches, ou par un séjour de 30 minutes dans de l'eau salée «physiologique» ; déroulé, le filament mesure de 17 à 19 μ .

b. *Pleistophora centroptili* WEISER, 1946

Cette espèce a des plasmodies de 12 à 15 noyaux, qui forment des spores de 4,5 \times 2,3 μ ; elle s'installe dans le «corps adipeux» des larves de *Centroptilum luteolum* et de *Cloeon dipterum* ; WEISER les a trouvées près de Chotěbore (Bohême).

c. *Pleistophora bohémica* WEISER, 1946

Pleistophora bohémica a été trouvée au même endroit, chez des larves de *Cloeon rufulum* ; ses spores ont 6-7 \times 2-3 μ ; ses pansporoblastes ont 15-30 \times 15-25 μ .

d. *Pleistophora hyperparasitica* CODREANU, 1967

Cette microsporidie parasite l'*Enterocystis rhithrogenae* M. CODREANU, 1940, des *Rhithrogena semicolorata* de Roumanie (ruisseaux des environs de Sinaia); elle forme dans le cytoplasme de la grégarine des spores piriformes, de $2,6\mu$ de long, peu réfringentes, pourvues d'une vacuole basale; on trouve ces spores souvent groupées en rosette de huit éléments; elles forment aussi des spores plus grosses (4μ de long).

B. Telomyxidae.

1. *Telomyxa glugeiformis* LÉGER et HESSE, 1910

Les larves d'*Ephemera vulgata*, dont le corps adipeux est envahi par cette microsporidie, sont d'un blanc crayeux; tous les organes sont respectés, sauf le corps adipeux, auquel le parasite se substitue peu à peu, sans provoquer de «réaction de défense.» Au terme de son évolution le parasite a formé des spores innombrables, isolées ou groupées en sphérules de 8, 16 ou n éléments. Les spores mûres sont ovoïdes, brillantes, réfringentes ($6,5\mu \times 4\mu$); leurs deux pôles sont semblables et arrondis, quand on les regarde à frais; après fixation et coloration, les spores ont deux capsules polaires volumineuses, ne laissant libre que la zone équatoriale dans laquelle existent deux noyaux punctiformes. Il existe en outre deux minuscules noyaux valvaires et deux noyaux capsulaires; dans chaque capsule on trouve un long filament (90μ) grêle. Les filaments s'échappent par les pôles opposés, en général, mais parfois aussi latéralement.

La singulière *Telomyxa glugeiformis* LÉGER et HESSE n'avait pas été revue quand CODREANU (1961) la retrouva, chez des larves d'*Ephemera danica*, en Transylvanie. Ce chercheur précisa que les spores de *Telomyxa* sont chacune exactement le double des autres spores microsporidiennes; l'anneau équatorial de chaque spore est un épaississement de l'enveloppe sporale; il délimite deux loges, contenant chacune un sporoplasme, dont le noyau central plus ou moins condensé, polymorphe, simple ou double, est Feulgen-positif. Il existe autour du sporoplasme de chaque loge un peloton sidérophile, à plusieurs spires; les spores éclatées libèrent, à chaque pôle, un filament (d'environ 60μ de long) coloré en bleu après coloration suivant Mallory; il est souvent pourvu d'une menue boule à son extrémité (CODREANU, 1961).

REMARQUES: On connaît des microsporidies parasites de Simulie [LUTZ et SPLENDORE (1908), DEBAISIEUX (1913)], comme on connaît de nombreuses microsporidies parasites de chironomides et d'éphéméroptères; cependant nul — à notre connaissance — n'a décrit ces sporozoaires d'une part sur un éphéméroptère et d'autre part sur ses commensaux; cette confrontation ne serait pas sans intérêt pour l'analyse de la spécificité parasitaire. La même remarque s'applique aux trichomycètes parasites des simulides, ou des chironomides inféodés aux éphémères.

β . Sporozoaires

I. Haplosporidies (Haplosporidia, Haplosporidiidae)

En 1947, WEISER a décrit trois Haplosporidiidae parasites d'Éphéméroptères.

1. *Haplosporidium ecdyonuris*, qui s'attaque au corps adipeux des larves d'*Ecdyonurus venosus* de Tchécoslovaquie (Chotěbore); les plus jeunes stades reconnus ont 2μ et les plus gros $10\mu \times 15\mu$. Les noyaux se divisent pour donner des plasmodes à 20 noyaux, qui s'individualisent et donnent des spores de $15-20\mu \times 10\mu$.

2. *Haplosporidium bayeri*, qui s'attaque au tissu qui avoisine l'intestin moyen des larves de *Cloeon rufulum*; les formes uninucléées ont 4μ de diamètre; elles évoluent pour donner des

plasmodes de 10 à 12 μ , riches en noyaux; ces derniers s'individualisent et donnent des spores de 2 μ × 1,5 μ [Planche IIg.].

3. *Coelomycidium ephemerae* qui parasite également le tissu adipeux de *C. rufulum*.

II. Grégarines (Gregarinida)

Nos connaissances sur les grégarines d'insectes ont pris corps en 1828, avec les recherches de DUFOUR sur «la grégarine» des intestins d'insectes. D'abord classées parmi les vers, en raison de leur corps allongé et de leur habitude de se grouper, elles ont été longtemps confondues avec les larves des cestodes, ou des trématodes; ce n'est qu'en 1875 que SCHNEIDER plaça les *gregarinomorpha* parmi les protozoaires et plus précisément les sporozoaires.

A. Gregarinidae

En 1843, FRANTZIUS découvrit, chez les larves d'éphémères, un «protiste» qui subit bien des vicissitudes avant d'être classé correctement; en effet, le *Zygocystis ephemerae* de FRANTZIUS (1843) fut redécrit par SCHNEIDER (1882) sous le nom de *Gamocystis francisci*, et transformé en *Gamocystis ephemerae* par LABBÉ (1899) en *Enterocystis (Gamocystis) ephemerae* par Margareta CODREANU (1940), et en *Gamocystis ephemerae* par GEUS (1969); il représentait en fait la première grégarine connue chez un éphéméroptère. KOLLIKER (1848) y ajouta *Gregarina clavata* découverte dans les larves d'*Ephemerella vulgata*, de *Habrophlebia* et de *Potamanthus*, FOERSTER (1938) y ajouta *Gregarina vulgata* trouvée chez *Ephemerella vulgata*, et GEUS (1969) leur ajouta *Gamocystis cloeonis*, des larves de *Cloeon*, et *Gregarina signata* des larves d'*Ecdyonurus forcipula*; de sorte qu'en 1970, nous connaissons, apparemment, cinq espèces de Gregarinidae parasites d'Éphéméroptères.

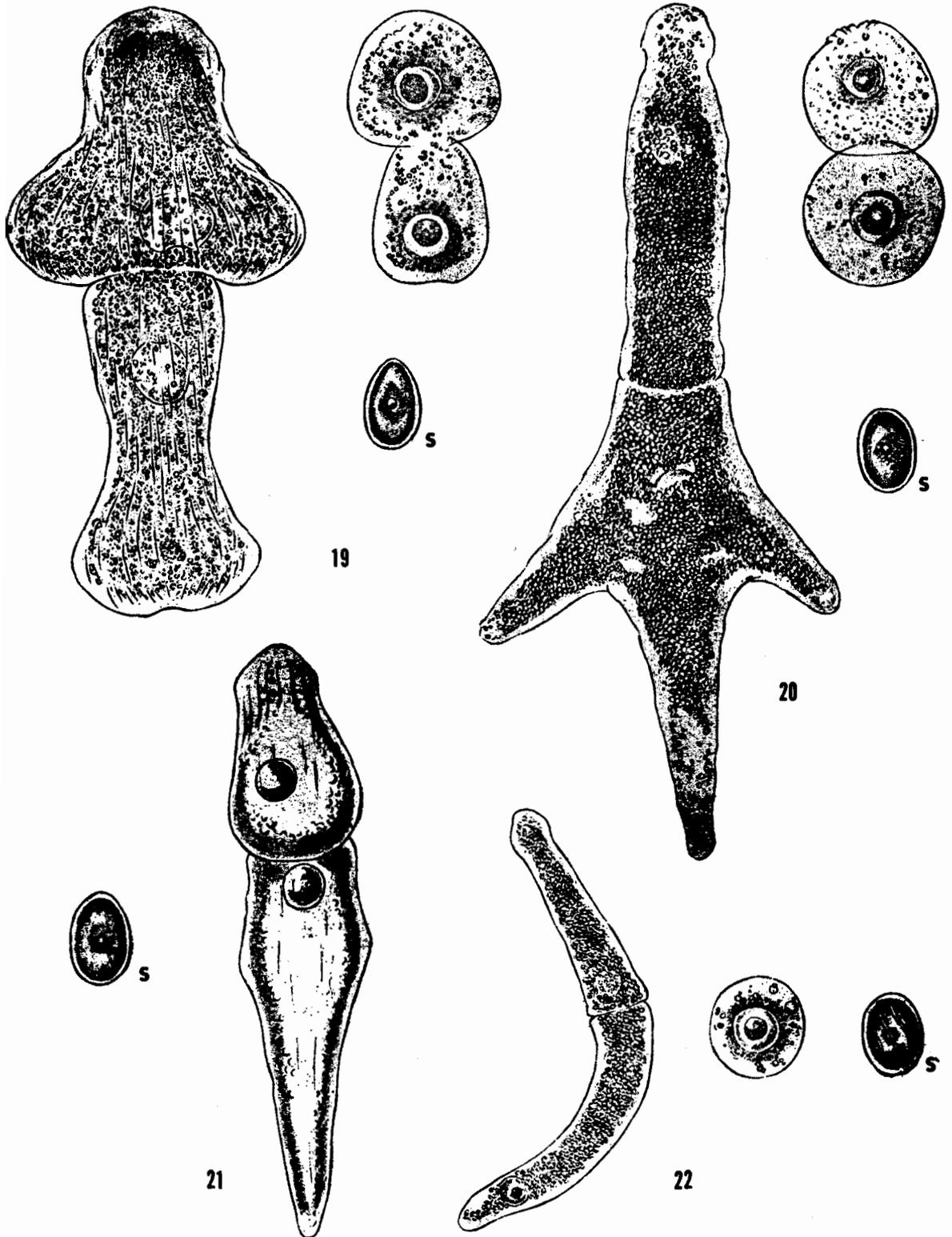
B. Enterocystidae

ZWETKOW (1926) établit le genre *Enterocystis* pour une nouvelle espèce *E. ensis* de l'intestin de *Caenis* sp.; la famille fut établie par M. CODREANU (1940) pour *E. ensis* et quatre nouvelles espèces: *E. racovitzae*, *E. fungoides*, *E. palmata*, et *E. rhithrogenae*, toutes parasites de l'intestin moyen d'Éphéméroptères. DESPORTES (1963) y ajouta *E. grassei*.

Les *Enterocystis* peuvent être trouvés aussi bien chez des *Caenis* sp. que chez *Baetis rhodani*; *Enterocystis racovitzae* et *E. fungoides* existent chez des *Baetis vernus*; *Enterocystis palmata* existe chez *Baetis buceratus*; *Enterocystis rhithrogenae* existe chez *Rhithrogena semicolorata*, *Enterocystis grassei* existe chez *Baetis vernus* (DESPORTES, 1963) et chez des Heptageniidae (*Heptagenia*, *Ecdyonurus*, *Epeorus*) (DESPORTES, 1966). SHTEIN (1960) a vu des Entérocytistes non spécifiés chez des larves d'*Ephemerella*, de *Leptophlebia*, d'*Ordella* et de *Siphonurus*.

Très généralement, Margareta CODREANU a trouvé les grégarines à des stades évolutifs variés, soit emprisonnées dans les cellules épithéliales intestinales, soit libres, soit entre l'intestin et la membrane péritrophique. Leurs plus jeunes formes sont intracytoplasmiques; elles passent dans la lumière intestinale sous forme de sporadins unisegmentés, qui s'accouplent et s'enkystent. Les kystes sont sphériques, refoulés dans l'intestin postérieur de l'imago; une fois libérés, ils livrent par rupture de nombreuses spores ellipsoïdales.

Au début de leur cycle les grégarines entérocytistes se ressemblent toutes; ce n'est que lorsqu'elles sont à l'état de syzygies qu'on peut aisément les distinguer car elles différencient alors, soit sur le primitive (*E. racovitzae*, *E. fungoides*), soit sur le satellite (*E. palmata*, *E. rhithrogenae*) des expansions caractéristiques (Fig. 19-22).



FIGURES 19 à 22, Grégarines parasites de l'intestin moyen d'Éphéméroptères, Enterocystidae : fig. 19, deux syzygies (évoluée et très jeune) d'*Enterocystis fungoides*, et sa spore (s); fig. 20, syzygie d'*Enterocystis palmata* (l'une avancée et l'autre, très jeune) et sa spore (s); fig. 21, syzygie d'*Enterocystis rhithrogenae* (782 de long), et sa spore (s); fig. 22, syzygie, jeune sporadin et spore (s) d'*Enterocystis racovitzaei*; les sporozoïtes sont visibles à travers la paroi de la spore, qui est vue à frais X2,000 (d'après CODREANU, 1940).

a. *Enterocystis ensis* ZWETKOW, 1926

Décrit par ZWETKOW, en 1926, de Peterhof (URSS), *E. ensis* des larves de *Caenis* sp. a été retrouvé dans les Pyrénées-orientales par DESPORTES (1964): le primitive de l'adulte a presque la forme d'un trèfle et le satellite est long. Les syzygies adultes mesurent entre 200 et 511 μ et le diamètre des kystes varie entre 200 et 350 μ de diamètre; les spores sont ovoïdes. BOBYLEVA (1963) a élucidé le cycle vital de cette grégarine chez des larves de *Cloeon* (Fig. 23).

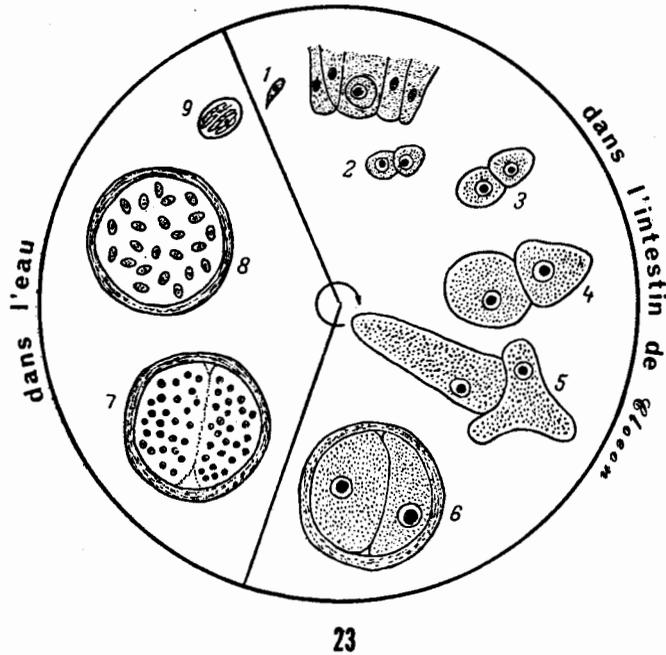


FIGURE 23. Schéma du cycle vital de la grégarine *Enterocystis ensis*, parasite intestinal de *Cloeon* (d'après BOBYLEVA, 1963). De 1 à 6, stades végétatifs; de 7 à 9, stades sexués. 1 = sporozoïte qui va infester une cellule épithéliale de l'intestin antérieur de l'éphémère, pour évoluer en céphalin et en sporadin. De 2 à 6 : évolution des formes libres, en syzygie, dans la lumière intestinale de l'insecte; 6 = forme proctodéale (ou gamétokyste), qui sera expulsée avec les excréments. De 7 à 9 : évolution du gamétokyste, dans le milieu extérieur: 7 = apparition de nombreux noyaux; 8 = formation des oocystes; 9 = oocyste avec sporozoïtes.

b. *Enterocystis racovitzai* M. CODREANU, 1940

Les stades intra-épithéliaux de cette grégarine sont ronds ou ovales; d'abord petits (4 μ) ils atteignent près de 30 μ de diamètre. La plus jeune syzygie observée par M. CODREANU avait 81 μ et son satellite était un peu plus long que son primitive. En grandissant, jusqu'à 186 μ , le primitive devenait trapu et nettement plus court que le satellite; entre 250 et 850 μ les syzygies s'étirent, se recourbent et prennent une allure nématode; leur entoplasme s'enrichit en inclusions réfringentes. Les syzygies adultes mesurent entre 1067 et 1417 μ ; elles ont deux lobes de forme auriculaire symétrique, apparus vers le tiers distal du primitive (du côté convexe de la courbure formée par les deux conjoints), alors que le satellite reste toujours simple et terminé en pointe. L'extrémité libre du primitive porte un mamelon hyalin. L'épicyte est finement strié dans le sens de la longueur. Le cytoplasme est uniformément rempli de grosses granulations réfringentes; le noyau de chacun des partenaires est situé à proximité de sa terminaison. Les spora-

dins solitaires ont de 128 à 708 μ ; les kystes sont sphériques et de tailles variées (67 à 308 μ); ils sont entourés d'une enveloppe gélatineuse; leur déhiscence se fait par rupture et ils libèrent alors des spores ellipsoïdales, longues de 6 μ , pourvues d'un granule central (Fig. 22). Cet *Enterocystis* a été retrouvé par DESPORTES (1963) chez des *Baetis rhodani* de Banyuls (France).

c. *Enterocystis fungoides* M. CODREANU, 1940

Les formes intraépithéliales de cette grégarine qui mesurent de 6 à 30 μ de diamètre, se logent très généralement au-dessus des noyaux des cellule-hôtes; au terme de leur croissance, elles tombent dans la lumière intestinale où on trouve des sporadins de toutes tailles (22 à 51 μ de diamètre). La plus jeune syzygie vue par M. CODREANU mesurait 62 μ de long; quand la syzygie atteint 128 μ , elle prend la forme d'un champignon (Fig. 19); quand la syzygie est adulte (225 à 540 μ de long), la moitié présatellite du primate s'élargit en deux lobes latéraux obtus, alors que le satellite reste étroit et allongé, de sorte que l'ensemble prend la forme d'un champignon. L'extrémité distale, libre du primate peut se contracter en une dépression cratériforme. L'épicyte des deux partenaires est plissé longitudinalement. L'entoplasme est plein de fines granulations, parsemées de sphérules. Les noyaux sont à des niveaux variables, mais généralement dans l'axe de la syzygie. Les sporadins sont de longueur variable (depuis 90 μ jusqu'à 380 μ). Les kystes sphériques ont de 124 à 292 μ de diamètre. Les spores (7 μ) sont ovoïdes, à pôles légèrement inégaux. Cet *Enterocystis* a été retrouvé par DESPORTES chez des *Baetis rhodani* de Banyuls (France).

d. *Enterocystis palmata* M. CODREANU, 1940

Les sporadins de cette grégarine sont arrondis ou ovalaires (22 à 46 μ). Chez les jeunes syzygies (77 à 147 μ) les deux conjoints, d'abord vésiculeux, s'allongent, le primate restant plus court que le satellite. Chez les syzygies plus évoluées le satellite présente dans la moitié pré-primate deux saillies latérales qui atteignent une taille maximale chez les syzygies évoluées (188 à 656 μ); elles donnent alors à l'association une forme palmée, en trépied, caractéristique. Le primate qui est long et simple ne porte qu'une légère constriction sub-apicale. L'épicyte est strié longitudinalement; l'entoplasme est chargé de sphérules réfringentes, particulièrement denses dans la zone centrale. Quand la syzygie atteint environ 775 μ , elle s'enkyste: le primate se contracte en cloche, le satellite raccourcit ses prolongements latéraux ... etc. Les kystes sont sphériques, ils mesurent de 95 à 258 μ de diamètre. Les spores (6 μ) sont ovalaires, régulières et pourvues d'un corpuscule central (Fig. 20); après déchirure de l'exospore, elles laissent s'échapper, par un des pôles, huit sporozoïtes vermiculaires.

e. *Enterocystis rhithrogenae* M. CODREANU, 1940

La longueur des syzygies varient du simple au décuple chez cette grégarine (76 à 782 μ). A l'état adulte, le satellite porte deux moignons latéraux obtus; le primate, dilaté à sa base, est moitié moins long que le satellite. L'épicyte est strié longitudinalement et le cytoplasme des deux partenaires est riche en inclusions. Les kystes sont sphériques; ils libèrent des spores ellipsoïdales longues de 6 à 7 μ (Fig. 21).

f. *Enterocystis grassei* DESPORTES, 1963

Les *Baetis vernus* et *B. tenax* d'Indre-et-Loire (France) hébergent une grégarine caractérisée par deux excroissances obtuses du satellite; les éléments isolés de grande taille (30 μ à 60 μ) sont rares; les syzygies sont les plus fréquentes; les kystes et les spores sont inconnus.

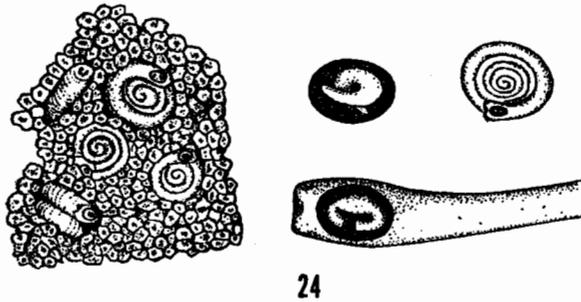
EN CONCLUSION: les Enterocystidae semblent très répandus; vus chez les Ephémères des torrents proches de Sinaia, dans les Carpathes roumaines (M. CODREANU, 1940), ils ont été retrou-

vés dans les Pyrénées-Orientales, l'Indre-et-Loire, la Seine-et-Oise (France). Certains Enterocystidae, tels les *Enterocystis ensus* qui existent chez *Caenis* et chez *Baetis*, de même *E. fungoides* et *E. racovitzaei* ne semblent pas limités à un biotope et à un hôte : ils présentent un certain cosmopolitisme.

γ. INCERTAE SEDIS : *Spirinella adipophila* ARVY et DELAGE, 1966

[Planche IIIh.]

Dans l'attente de définir en toute sécurité la position systématique de *S. adipophila*, nous l'avons classé parmi les Protozoaires, en raison de sa simplicité relative. Le parasite que nous avons ainsi dénommé avait été vu par VAYSSIÈRE (1882) chez *Oligoneuriella rhenana* (= *Oligoneuria garumnica*); cependant, chez *Ephemera vulgata*, nous n'avons jamais trouvé ce parasite enkysté comme le dit VAYSSIÈRE, et en outre, si l'aspect général du parasite est bien rendu (Fig. 24) au point qu'on admet instantanément qu'il s'agit bien de *Spirinella adipophila*, le nombre des enroulements est en réalité beaucoup plus important, le parasite d'*E. vulgata* formant 8 à 9 tours de spire. A cet égard, il convient de remarquer qu'il n'est pas exclu — dans l'absolu — qu'*Ephemera* et *Oligoneuriella* puissent être parasitées par deux organismes apparentés sans être identiques. VAYSSIÈRE avait envisagé de classer ce parasite parmi les Cestodes, ou parmi les Nématodes; en fait, aucun des caractères de *S. adipophila* ne permet de s'orienter vers ces parasites.

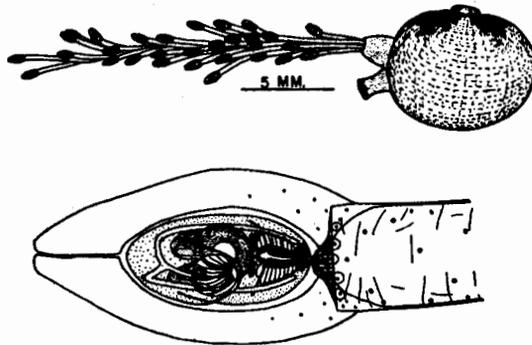


24

FIGURE 24. Aspect des parasites coelomiques vus chez *Oligoneuriella rhenana* par VAYSSIÈRE (1882). analogues à *Spirinella adipophila* (d'après VAYSSIÈRE, 1882).

Une fois déroulé, *Spirinella adipophila* éveille le souvenir de larves de Gorgoridae; GOODCHILD (1948), en particulier, a décrit des cercaires de *Gorgodera amplicava* Looss, 1899, émergeant du siphon exhalant du bivalve-hôte (Fig. 25) qui présentent une certaine ressemblance, à l'échelle près, avec le parasite des *Ephemera vulgata*. Or, les cercaires de *G. amplicava* peuvent être dévorées par des larves d'Odonates, chez lesquelles elles s'enkystent en métacercaires; ces dernières terminent leur cycle vital chez un anamniote. Cependant nos parasites ne sont jamais enkystés, de sorte que si la nature du parasite des *Ephemera* est cercarienne, les *Ephemera* ne peuvent être considérés que comme des hôtes de transfert peu spécifiques du parasite; néanmoins le caractère massif de l'infestation n'est pas en faveur de cette hypothèse, non plus que

l'exclusivité de l'infestation des larves d'*Ephemera vulgata*¹ : les Trichoptères, les Plécoptères, les Odonates ... cohabitant avec les larves de l'éphéméroptère ne contenant pas le parasite.



25

FIGURE 25. Cercaires de *Gorgodera amplicava* : en haut) cercaires émergeant du siphon exhalant du bivalve-hôte : *Musculium partumeium* (SAY); en bas) extrémité antérieure d'une cercaire; expérimentalement la cercaire s'enkyste chez les larves de l'Odonate *Enallagma* sp. (d'après GOODCHILD, 1948).

δ. *Ophryoglena collini* LICHTENSTEIN, 1921
(Ciliata, Hymenostomatida, Ophryoglenidae)

Jusqu'à LICHTENSTEIN (1921) les infusoires parasites des insectes, d'ailleurs peu nombreux, n'étaient connus que dans le tube digestif; ce chercheur a trouvé un gros cilié (200 à 300 μ de long / 120 à 230 μ de large), piriforme, dans le coelome des larves de *Baetis* sp., d'un ruisseau des environs de Montpellier. L'ectoplasme est recouvert d'une cuticule, uniformément tapissée de cils très nombreux et courts. Le plasma cortical contient des trichocystes filiformes, invisibles *in vivo* mais très apparents après fixation et coloration par l'hématoxyline au fer. L'endoplasme est bourré de sphérules, qui donnent à l'animal vivant un aspect laiteux; il y a deux vacuoles pulsatiles. Le système nucléaire comprend un macronucleus, en croissant, pouvant atteindre 90 μ \times 16 μ ; il occupe la région médiane de la partie renflée du corps; on y distingue très nettement des macrosomes et des microsomes. Dans sa concavité se situe un micronucleus, relativement très gros (25 μ \times 8 μ), fusiforme, avec chromatine et filaments parallèles très serrés, disposés au centre ou à une extrémité. La bouche qui est bien visible, est tout à fait caractéristique; elle est située vers le quart antérieur du corps, un peu à droite de l'axe longitudinal. Son ouverture est en demi-cercle, avec concavité tournée vers la gauche; à son niveau les cils, qui sont plus longs, se prolongent dans une large poche pharyngienne à l'entrée de laquelle, à gauche, est appliqué l'organe «en verre de montre» caractéristique des *Ophryoglena*; au-dessous de cet organe, la poche pharyngienne est munie, vers le fond, sur sa paroi dorsale, d'une étroite membrane ondulante. Le pharynx se prolonge jusque vers le milieu du corps, dans l'endoplasme,

¹ Aucune des larves d'Ephéméroptères de la collection PETERS examinées (*Baetisca escambiensis*, *Ephemera simulans*, *Tortopus incertus*, *Tricorythodes albilineatus*, *Stonenema smithae*, *Dolania americana*, *Hezagenia munda*, *Oligoneuriella rhenana*, *Povilla adusta*) n'hébergeait *S. adipophila*.

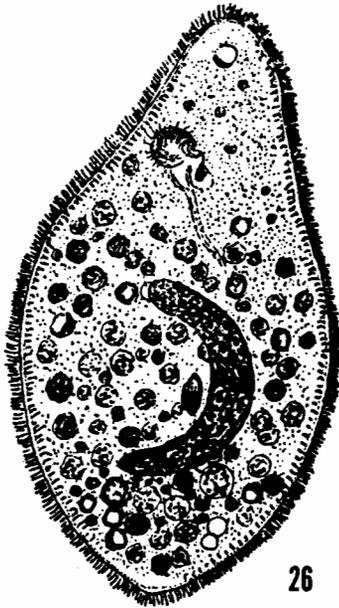


FIGURE 26. Aspect d'*Ophryoglena collini* (d'après LICHTENSTEIN, 1921).

en un tube très mince, le plus souvent fermé. Il n'existe pas de tache pigmentée (Fig. 26). Ces Ciliés sont hématophages et plus généralement histophages : ils dévorent la gonade, le tissu musculaire, le tissu adipeux de l'éphémère. CODREANU (1930a) a retrouvé cet infusoire endoparasite chez des larves de *Rhithrogena* et de *Baetis* des Carpathes méridionales, en Roumanie (1930a) et chez des larves d'*Oligoneuriella rhenana*, aux environs de Grenoble (dans la Gresse, affluent du Drac, lui-même tributaire de l'Isère) (1934a); sur 113 *O. rhenana*, 9 (8 ♀ et 1 ♂) contenaient des *Ophryoglena*. Dans un autre affluent de l'Isère, le Cumane, un *Rhithrogena semicolorata* hébergeait aussi, dans sa cavité coelomique, un *Ophryoglena*.

Chez les jeunes larves d'éphémères, de 3 à 7 mm de long, les parasites apparaissent sous forme de kystes, plus ou moins arrondis, adhérant au tissu adipeux du thorax et des premiers segments abdominaux, sur lequel ils se moultent. Les kystes peuvent se grouper par paquets allongés ou se disposer en rosettes; ils sont visibles à travers le tégument, en des points variés du corps. Les groupements de kystes sont plus ou moins importants : CODREANU en a compté jusqu'à 19, la taille du groupe atteignant un millimètre.

Le parasite évolue différemment chez les ♀ et les ♂. Chez les ♂, les kystes d'*Ophryoglena* persistent inchangés, pendant toute la vie de l'éphémère; chez les ♀, il en va tout autrement : en effet, les kystes coelomiques libèrent les ciliés et ces derniers envahissent la gonade, ingèrent le vitellus, se chargent d'enclaves variées, se multiplient profusément et se substituent peu à peu au tissu ovarien, ne laissant intacte que l'enveloppe de la gonade. Les larves parasitées deviennent ainsi de véritables réservoirs d'infusoires et sont en fait ovariectomisées. Néanmoins, la mue terminale, le vol nuptial et la ponte s'effectuent normalement et, à la place des œufs, seul un gros amas d'*Ophryoglena* est émis. Dès leur arrivée dans l'eau, les infusoires sont infectants pour les larves d'éphémères (CODREANU, 1934a).

Aucune recherche récente n'a été faite sur *Ophryoglena*, de sorte que ce Cilié semble ne parasiter que les Heptageniidae, les Oligoneuriidae et les Baetidae.

4° PLATHELMINTHES

a. Turbellariés (Turbellaria, Archoophora, Macrostomidae)

On ne sait jusqu'à quel point certaines associations animales témoignent d'affinités électives, de besoins complémentaires, ou de pur hasard ; il est difficile d'en juger dans la nature, quand il s'agit d'organismes également mobiles : il n'en est pas de même en vase clos ; il est alors relativement facile de voir si les organismes en communauté prospèrent ou périssent. C'est ainsi que DEGRANGE (1960) a remarqué qu'une faunule associée, éphéméroptérophile, peut s'installer dans les bacs d'élevage, qui disparaît avec les éphémères : par exemple, le turbellarié *Pro-macrostomum gieysztori* (FERGUSON) peut être incidemment introduit dans les bacs de culture, avec les algues servant de nourriture aux éphémères ; on le voit alors proliférer en se nourrissant des excreta, des exuvies, des cadavres ... de sorte qu'on peut maintenir en élevage ce turbellarié, coprophile et nécrophage, grâce à la coexistence de *Cloeon*.

β. Trématodes (Trematoda)

Il existe dans la littérature quelques notations indiquant un rôle possible des Éphéméroptères comme second hôte-intermédiaire dans le cycle vital de certains trématodes digénétiques. Dès 1844, VON SIEBOLD a mentionné l'existence de *Cercaria armata* chez des larves d'*Ephemera*. *Cercaria armata* est parfois considérée aujourd'hui comme étant la forme larvaire de *Prosthodendrium ascidia* (VAN BENEDEN, 1873) ; mais de nombreux auteurs ne sont pas d'accord sur ce point ; aucun travail expérimental n'ayant été accompli, cette question reste controversée et on peut admettre, avec BROWN (1926), que le cycle vital de cette espèce reste à élucider. Il en est de même pour de nombreux autres trématodes : les cycles vitaux des parasites avec hôte-intermédiaires sont difficiles à déterminer d'après l'examen d'un seul stade. Par exemple, VON LINSTOW (1884) a identifié comme *Distomum endolobum* DUJARDIN, 1845, la métacercarie de *Cercaria limnaeae ovatae* ; cette cercarie s'enkysterait sous forme de *Distomum endolobum* VON LINSTOW, dans des Trichoptères et des têtards [VON LINSTOW, 1879 (*Distomum limnophilum*), 1887, 1892, 1896]. Le distome aurait été observé par VON LINSTOW (1893) chez des *Cloeon* et des *Ephemera*. En outre, en 1887, VON LINSTOW affirmait avoir obtenu des adultes d'*Opisthioglyphe ranae* (FRÖLICH, 1791) après avoir artificiellement nourri des grenouilles avec des métacercaries enkystées dans *Limnophilus rhombicus*, un Trichoptère. Pour finir, VON LINSTOW considérait *Dolichosaccus rastellus* (OLSSON, 1876) (*Opisthioglyphe*) comme synonyme de *O. ranae*. Or, *D. rastellus* et *O. ranae* sont considérés aujourd'hui comme deux espèces séparées, mais, par suite de la confusion faite par VON LINSTOW, on trouve encore fréquemment des éphémères cités comme hôte-intermédiaires de ces deux espèces de trématodes. D'après les recherches de JOYEUX et BAER (1927) sur *D. rastellus* et de BRUMPT (1944) sur *O. ranae*, il est très improbable que le *Distomum endolobum*, décrit par VON LINSTOW, se rattache à l'une de ces espèces, car leurs métacercaries s'enkystent dans des têtards. Aucun de ces distomes n'a été retrouvé depuis et on n'a pas réussi à provoquer leur pénétration chez des insectes aquatiques [SINITZIN (1905), BRUMPT (1944), pour *Opisthioglyphe ranae*, JOYEUX et BAER (1927), pour *Dolichosaccus rastellus*] ; il n'est pas invraisemblable d'admettre, avec JOYEUX et BAER, que VON LINSTOW a utilisé pour ses recherches des grenouilles déjà infestées par *O. ranae*. L'identité du trématode adulte *Distomum endolobum* de VON LINSTOW, 1893 reste à déterminer.

COOPER (1915) a signalé la présence de métacercaries de *Crepidostomum laureatum* (ZEDER,

1800) et de *C. cornutum* (OSBORN, 1903) enkystées chez *Hexagenia* et celles de *Allocreadium commune* (OLSSON, 1876) enkystées chez *Leptophlebia cupida*. L'espèce appelée par cet auteur *C. laureatum* a été divisée par HOPKINS (1931b) en deux espèces, *Crepidostomum canadense* et *C. cooperi*. Une partie des espèces appelées *A. commune* par COOPER est maintenant désignée sous le nom de *Plagioporus cooperi* (HUNTER et BANGHAM, 1932, chez *Lebouria*). HUNTER et BANGHAM (1932) admettaient que COOPER avait affaire à deux espèces, dont aucune d'elles n'était *A. commune*. Par la suite, HUNTER et BANGHAM n'ont travaillé qu'avec des adultes, de sorte que le nom à donner aux métacercaires enkystées reste en question. Les deux noms ont été utilisés. Cependant, la mention de *C. cornutum*, dans *Hexagenia*, par COOPER est considérée comme erronée par d'autres chercheurs, car HOPKINS (1934), AMEEL (1937), CHENG (1957) et WENKE (1968) ont démontré que *C. cornutum* ne s'enkyste que chez les écrevisses.

STAFFORD (1931) a mentionné un adulte d'*Allocreadium tumidulum* (RUDOLPH, 1819) chez *Hexagenia variabilis*, mais HOPKINS (1934) a réfuté cette affirmation parce que *A. tumidulum* parasite des poissons d'eau de mer.

McMULLEN (1937c), dans sa classification des cycles vitaux des Xiphidiocercariae, inclut des éphémères parmi les seconds hôtes-intermédiaires de *Eustomes chelydrae* MACCALLUM, 1921. Cependant cette affirmation n'est apparemment pas fondée sur des recherches originales. Or, *E. chelydrae* est connu pour s'enkyster chez des escargots (KRULL, 1934, 1937) et chez des libellules (McMULLEN, 1935a). Il convient de noter, néanmoins, que McMULLEN a effectué des travaux expérimentaux sur des insectes aquatiques et il n'est pas impossible qu'il ait inséré dans le tableau qu'il donne des informations inédites.

YAMAGUTI (1958) a cité *Plagiorchis rhizophili* (PARK, 1939) parmi les espèces s'enkystant chez des éphémères. Sa description du cycle de vie et la source qu'il donne (McMULLEN, 1937b) correspondent sans doute à *Plagiorchis micracanthos* MACY, 1931.

Ainsi l'étude des trématodes prenant des éphémères comme hôte-intermédiaires est hérissée de difficultés. Ce n'est pas sans appréhension que nous avons dressé la liste des espèces de trématodes trouvées chez les éphémères (tableau I). Des 31 espèces citées 4 sont précédées d'un point d'interrogation, car leur validité nous paraît suspecte pour les raisons que nous venons d'exposer. Parmi les autres, l'adulte est connu chez 19 espèces mais seulement 5 d'entre elles ont été observées par plus d'un chercheur. La plupart des références ont trait à des répétitions, qui renvoient à la même publication originale. Parmi les espèces qui ont été bien étudiées, on trouve *Crepidostomum farionis* (MÜLLER, 1784), parasite du tube digestif et de la vésicule biliaire des truites (Salmonidae) en Europe et en Amérique du Nord.

Les œufs de *C. farionis* sont expulsés dans l'eau avec les fèces du poisson-hôte. Des miracidia actifs se développent dans ces œufs, s'en échappent pour s'attacher aux branchies du premier hôte-intermédiaire, mollusque d'eau douce appartenant au genre *Pisidium*, ou *Sphaerium*; installés dans le mollusque; les parasites évoluent en deux générations de rédies. Les rédies-mères produisent des rédies-filles, qui à leur tour produisent et libèrent des cercaires. Les cercaires, nageuses vigoureuses, pénètrent et s'enkystent, comme métacercaires dans les tissus de larves d'*Ephemera* et d'*Hexagenia*. Lorsque les hôtes-définitifs, habituellement des truites, avalent les éphémères infectées, les métacercaires libérées des kystes donnent de jeunes trématodes qui évoluent en adultes [BROWN (1927), CRAWFORD (1943)].

Les détails les plus remarquables de la cercaire (Fig. 27) consistent en deux taches oculaires (d'un noir pourpré, situées sur la face dorsale, de part et d'autre du pharynx), en deux ventouses rondes et égales, en un stylet perforateur et une queue. En pénétrant dans leur hôte-intermédiaire, les cercaires perdent queue et stylet; elles se replient sur elles-mêmes et s'enferment en

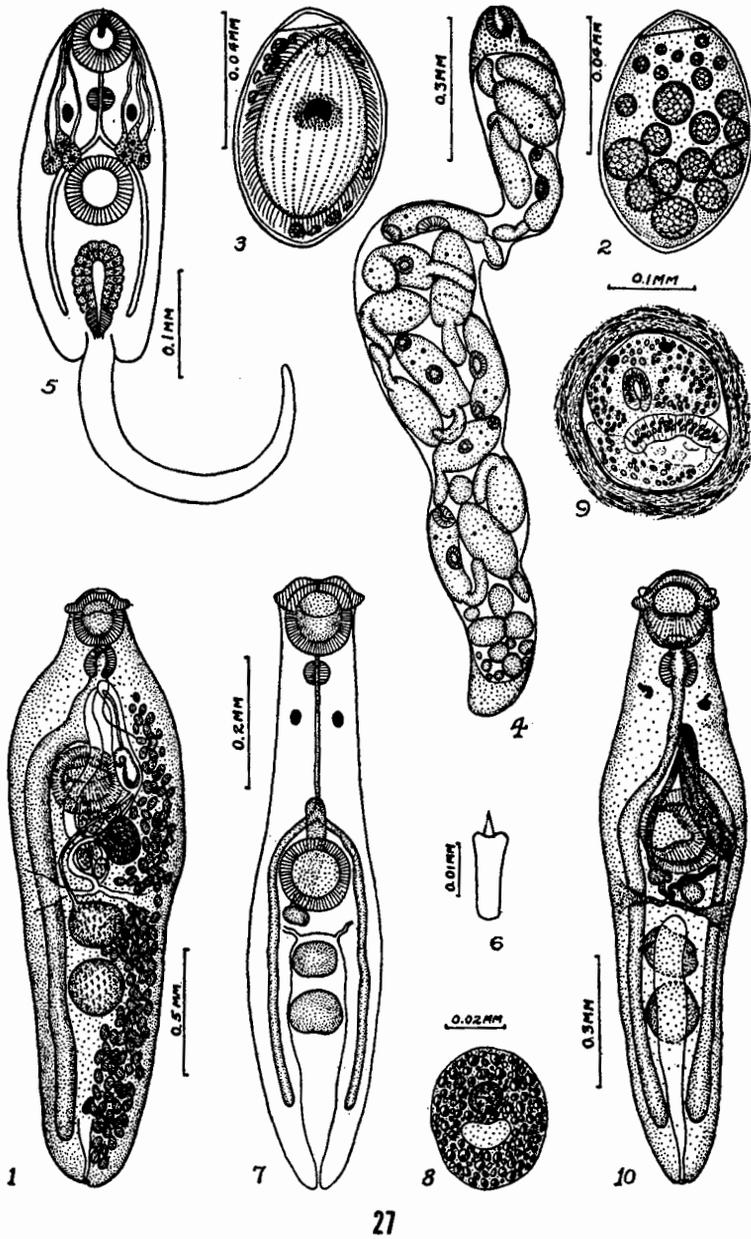


FIGURE 27. Cycle vital de *Crepidostomum farionis* : 1) adulte, préparation microscopique; 2) œuf, vivant; 3) miracidium, vivant, vue dorsale; 4) rédie à maturité contenant cercaires, vivante; 5) cercaire, vivante, vue ventrale; 6) stylet de la cercaire, vivante, vue ventrale; 7) métacercaire, vivante, vue ventrale; 8) métacercaire, cellule épithéliale de la vessie excrétrice; 9) kyste chez un éphémère, coupe; 10) adulte immature, préparation microscopique (d'après CRAWFORD, 1943).

un kyste de 0,264 mm \times 0,308 mm au moins et de 0,40 mm au plus. Elles se logent de préférence dans le tissu adipeux, mais aussi dans le muscle. C'est sur la face ventrale, près de l'insertion des

branchies, entre les deuxièmes et cinquièmes paires de branchies, qu'on les trouve le plus souvent. La couleur brun foncé des kystes les rend plus facilement visibles à travers le tégument de l'éphémère. En fait, ce qui est visible, c'est une enveloppe appelée «kyste de l'hôte» sécrété par l'éphémère autour du kyste métacercarien. Le teinte du kyste est blanchâtre, ou jaune pâle. CRAWFORD (1943) a découvert que le kyste de l'hôte se forme autour de la métacercarie, dans les 7 à 14 jours qui suivent la pénétration de la cercarie. Les taches oculaires, si évidentes chez les cercaries, sont bien visibles à travers la paroi du kyste, de même que la vessie (remplie de menus granules, de tailles inégales, très réfringents) et les deux ventouses. La ventouse buccale de la métacercarie différencie six petits prolongements papilleux, disposés en un cercle péri-oral, et le pharynx est très apparent. Alors que la cercarie a deux groupes de trois cellules salivaires, la métacercarie n'en contient pas trace et la métacercarie extraite de son kyste, qui s'ovalise et grandit, différencie deux groupes bilatéraux de douze cellules salivaires. Alors que ni la cercarie, ni la métacercarie n'ont de testicules ou d'ovaire, la métacercarie désenkystée différencie deux testicules, situés exactement l'un derrière l'autre, et un ovaire (latéral par rapport à l'axe longitudinal du corps), situé en arrière de la ventouse ventrale; bref, en peu de temps, la métacercarie se transforme en un trématode, pourvu de toutes les caractéristiques de *Crepidostomum farionis*.

Tableau 1

Espèces de Trématodes trouvées chez Ephemeroptera. (Les auteurs rapporteurs de ces espèces sont cités en lettres capitales. Les rapports douteux [?] sont discutés dans le texte.)

Espèce	Hôte définitif	Espèce d'éphémère	Rapportée par
ALLOCREADIIDAE			
[?] <i>Allocreadium</i> (<i>Peracreadium</i>) <i>commune</i> (OLSSON, 1876) [Syn : <i>Distomum labri</i> VAN BENEDEN, 1870 NEC STOSSICH]	Poisson	<i>Leptophlebia cupida</i>	COOPER, 1915; Ward, 1918; M. Hall, 1929; Needham, Traver & Hsu, 1935; Yamaguti, 1958
<i>Allocreadium isoporum</i> (LOOSS, 1894)	Poisson (Cyprinidae)	<i>Ephemera vulgata</i>	VON LINSTOW, 1896 (<i>Distomum</i>); Nuttall, 1899; Lühe, 1909; Ransom, 1921; Bittner & Sprehn, 1928; M. Hall, 1939; Sprehn, 1930; Hopkins, 1934; Needham, Traver & Hsu, 1935; Dawes, 1946; Yamaguti, 1958
<i>Crepidostomum canadense</i> HOPKINS, 1931 ¹	Poisson	<i>Hexagenia limbata</i>	COOPER, 1915 (<i>C. laureatum</i>); Hopkins, 1931b; Needham, Traver & Hsu, 1935
<i>Crepidostomum cooperi</i> HOPKINS, 1931 [Syn : <i>C. ambloplitis</i> HOPKINS, 1931; <i>C. solidum</i> VAN CLEAVE & MUELLER, 1932; <i>C. fausti</i> HUNNINEN & HUNTER, 1933]	Poisson	<i>Hexagenia limbata</i> ; <i>H. recurvata</i> ; <i>H.</i> <i>sp.</i> ; <i>Ephoron sp.</i> (<i>Polymitarcys</i>)	COOPER, 1915 (<i>C. laureatum</i>); HOPKINS, 1933; Shaw, 1933; HOPKINS, 1934; Van Cleave & Mueller, 1934; Needham, Traver & Hsu, 1935; CHOQUETTE, 1954; WENKE, 1968

<i>Crepidostomum farionis</i> (MÜLLER, 1784) [Syn : <i>Distomum laureatum</i> ZEDER, 1800; <i>Fasciola truttae</i> FRÖLICH, 1789; <i>Stephanophiala transmarina</i> NICOLL, 1919; <i>S. ussuriensis</i> LAYMAN, 1930; <i>Crepidostomum vitelloba</i> FAUST, 1918]	Poisson (Salmonidae)	<i>Ephemera danica</i> ; <i>E. sp.</i> ; <i>Hexagenia sp.</i>	BROWN, 1927; M. Hall, 1929; Hopkins, 1933; Hopkins, 1934; Needham, Traver & Hsu, 1935; CRAWFORD, 1939, 1943; Dawes, 1946; Yamaguti, 1958
<i>Crepidostomum illinoisense</i> FAUST, 1918 [Syn : <i>C. hiodontos</i> HUNTER & BANGHAM, 1932]	Poisson	<i>Hexagenia limbata</i> ; <i>H. bilineata</i>	WENKE, 1968
<i>Crepidostomum isotomum</i> HOPKINS, 1931 ¹	Poisson	<i>Hexagenia sp.</i>	HOPKINS, 1931a; Hopkins, 1934; Needham, Traver & Hsu, 1935; Yamaguti, 1958
<i>Megalogonia ictaluri</i> SURBER, 1928	Poisson (Siluridae)	<i>Hexagenia limbata</i> ; <i>H. bilineata</i> ; <i>H. sp.</i>	HOPKINS, 1934; Van Cleave & Mueller, 1934 (<i>Crepidostomum</i>); WENKE, 1958 (<i>Crepidostomum</i>)
[?] <i>Plagioporus cooperi</i> (HUNTER & BANGHAM, 1932)	Poisson (Cyprinidae)	<i>Leptophlebia cupida</i>	COOPER, 1915 (<i>Allocreadium commune</i>); Hopkins, 1934
PLAGIORCHIIDAE			
<i>Alloglossidium corti</i> (LAMONT, 1921) [Syn : <i>A. kenti</i> SIMER, 1929; <i>Plagiorchis anieurensis</i> MCCOY, 1928]	Poisson (Cyprinidae)	Ephémère	McMULLEN, 1935b; McMullen, 1937c; Yamaguti, 1958
[?] <i>Eustomes chelydrae</i> MACCALLUM, 1921	Tortue	Ephémère	McMullen, 1937c
<i>Omphalometra flexuosa</i> (RUDOLPHI, 1809) [Syn : <i>Cercaria helvetica</i> DUBOIS, 1931; <i>Metacercaria thuringica</i> ODENING, 1959]	Taupe	<i>Cloeon dipterum</i>	ODENING, 1959 (<i>Metacercaria thuringica</i>); Odening, 1969
<i>Opisthioglyphe locellus</i> KOSSACK, 1910	Sorex; Hamster expérimentalement	Ephémère	MACY & MOORE, 1958
<i>Plagiorchis micracanthos</i> MACY, 1931	Chauve-souris	Ephémère	McMULLEN, 1937b; Yamaguti, 1958
<i>Plagiorchis multiglandularis</i> SEMENOV, 1927	Oiseaux	<i>Heptagenia sp.</i>	SHTEIN, 1957; Ginetzinskaya & Shtein, 1964
<i>Plagiorchis muris</i> (TANABE, 1922)	Oiseaux, rats; homme expérimentalement	<i>Callibaetis sp.</i> ; <i>Ephemera strigata</i>	TANABE, 1922 (<i>Lepoderma</i>); Dollfus, 1925; Needham, Traver & Hsu, 1935; McMULLEN, 1937b; YAMASHITA, 1952
<i>Plagiorchis proximus</i> BARKER, 1951 [Syn : <i>Cercaria polyadena</i> CORT, 1914]	Rat musqué; souris expérimentalement	Ephémère	McMULLEN, 1937b
<i>Plagiorchis vespertilionis parorchis</i> MACY, 1960	Chauve-souris; souris expérimentalement	Ephémère	MACY, 1960

LECITHODENDRIIDAE

<i>Lecithodendrium</i> sp.	Inconnu	Ephémère	HOPKINS, 1935
<i>Mosesia chordeilesia</i> McMULLEN, 1936 [Syn : <i>Cercaria neustica</i> SEITNER, 1945]	Oiseaux ; souris et poulets expérimentalement	<i>Hexagenia limbata</i> ; <i>Stenonema</i> (?) sp.	McMULLEN, 1936 ; McMullen, 1937c ; J. HALL, 1959 ; J. HALL, 1960b
<i>Pleurogenoides medians</i> (OLSSON, 1876)	Grenouille	" <i>Ephemerides</i> " sp.	JOYEUX et COL., 1930 ; Needham, Traver & Hsu, 1935 ; Wu, 1938 ; Yamaguti, 1958
<i>Prosthodendrium (Acanthatrium) anaplocami</i> ETGES, 1960	Souris et poulets expérimentalement	<i>Hexagenia bilineata</i>	ETGES, 1960
[?] <i>Prosthodendrium ascidia</i> (VAN BENEDEEN, 1873) [Syn : <i>Lecithodendrium lagena</i> (BRANCHES, 1888) ; <i>L. laguncula</i> STILES & NOLAN, 1931]	Chauve-souris	<i>Ephemera</i> sp.	VON SIEBOLD, 1844 (<i>Cercaria armata</i>) ; Braun, 1879 ; Nuttall, 1899 ; Lühe, 1909 ; Ransom, 1921 ; Brown, 1926 ; M. Hall, 1929 ; Needham, Traver & Hsu, 1935 ; Dawes, 1946 ; Yamaguti, 1958

PROSTHOOGONIMIDAE

<i>Schistogonimus rarus</i> (BRAUN, 1901)	Bourse de Fabricius d'oiseaux aquatiques	Ephémère	BORGSTEEDE et COL., 1969
<i>Prosthogonimus</i> sp.	Inconnu	<i>Ephemera</i> sp.	KOMIYA, 1951

INCERTAE SEDIS

<i>Cercaria nyxetica</i> SEITNER, 1945	Inconnu	Ephémère	SEITNER, 1945
<i>Cercaria parvus</i> KHAN, 1961	Inconnu	<i>Cloeon</i> sp.	PIKE, 1967
<i>Cercaria secunda</i> SINITZIN, 1905	Inconnu	<i>Ephemera</i> sp. ; <i>Cloeon</i> sp.	SINITZIN, 1905 ; M. Hall, 1929 ; Needham, Traver & Hsu, 1935 ; KOTOVA, 1939 (U.S.D.A. Med.-Vet. Catalogue)
<i>Cercaria talboti</i> McMULLEN, 1938	Inconnu	Ephémère	McMULLEN, 1938
<i>Cercaria tremaglandis</i> HALL, 1960	Inconnu	<i>Hexagenia limbata</i>	J. HALL, 1960a
<i>Distomum endolobum</i> de VON LINSTOW, 1893	Inconnu	<i>Ephemera</i> sp. ; <i>Cloeon</i> sp.	VON LINSTOW, 1893

¹ *Crepidostomum canadense* est considéré comme synonyme de *C. isostomum* par quelques auteurs.

Certains trématodes sont spécifiques dans leur choix d'un second hôte-intermédiaire. Ceci semble particulièrement vrai dans le cas des Allocreadiidae, parasites des poissons. Les espèces parasites des éphémères préfèrent les espèces fouisseuses comme l'a montré HOPKINS (1934) ; ce chercheur a effectué des expériences sur les hôtes de *Crepidostomum cooperi* et a essayé d'infecter *Chironomus*, *Sialis*, Odonata, des écrevisses et une autre espèce d'éphémère, *Heptagenia*. Bien que la pénétration et l'enkystement des cercaires ait lieu dans quelques cas, le plus souvent les métacercaires meurent sans s'enkyster, ou immédiatement après leur enkystement. Bien qu'il y ait quelques variations saisonnières, on trouve dans une aire d'infection naturelle, jusqu'à 70-95 % des *Hexagenia* ou des *Ephemera* hébergeant des métacercaires de *C. cooperi* [HOPKINS (1934), CHOQUETTE (1954)], de *C. farionis* (CRAWFORD, 1943), ou de *Megalogonia ictaluri*

(WENKE, 1968). CHOQUETTE (1954) a rapporté que 80 % des *Hexagenia recurvata* et 20 % des *Ephoron* sp. (*Polymitarcys*) examinées par lui étaient infestées par *C. cooperi*. Le trématode, dans ce dernier cas, semble préférer une espèce d'éphémère fouisseuse de boue et de sable, à moins d'admettre qu'*Hexagenia recurvata* se trouve en plus grande abondance au moment d'émergence des cercaires. L'infestation des éphémères n'est jamais massive : BROWN (1927) a observé de une à 26 métacercaires chez le même hôte et CRAWFORD (1943) de une à 21 *C. farionis* par éphémère. HOPKINS (1934) a trouvé une moyenne de 1,9-6,7 kystes de *C. cooperi* par éphémère, le nombre maximum de métacercaires trouvées dans un spécimen étant 13. L'abondance plus ou moins grande des kystes métacercariens n'interfère pas avec le développement de l'hôte ; ce dernier effectue sa mue imaginale et les imagos hébergent les métacercaires.

Les larves d'éphémères fouisseuses semblent des hôtes excellents pour les larves de trématodes parasites des poissons d'eau douce. On les trouve en abondance ; ils ont un cycle annuel avec un stade œuf court, et sont rapidement disponibles. La situation est plus complexe chez les Plagiorchiidae, Lecithodendriidae et Prosthogonimidae, où le trématode doit quitter l'eau pour aller infecter des amphibiens, oiseaux, chauve-souris ou d'autres mammifères. La phase adulte d'un éphémère hors de l'eau est très brève, et comme on peut s'y attendre, il y a beaucoup d'hôtes-intermédiaires autres que les éphémères. Par exemple *Omphalometra flexua*, parasite intestinal des taupes (*Talpa*, *Desmana*), a été observé chez des espèces de Coléoptères, d'Odonates, de Trichoptères et de Mégaloptères aussi bien que chez divers Turbellaria [ODENING (1959, *Metacercaria thuringica* ; 1969) ; PIKE (1967, *Cercaria helvetica*)]. *Pleurogenoides medians*, qui vit en adulte dans l'intestin de plusieurs batraciens et du *Chamaleon vulgaris*, a pénétré expérimentalement chez des Diptères (Chironomidae), Odonates, Coléoptères, Isopodes, Amphipodes, Oligochaetes et des Turbellaria (JOYEUX et col., 1930). BORGSTEEDE et col. (1969) ont trouvé des métacercaires de *Schistogonimus rarus*, parasite de la Bourse de Fabricius des jeunes oiseaux aquatiques (*Fulica atra*, *Spatula clupeata*, *Anas boschas*, *A. platyrhyncha*, *Anser anser*, *Nyroca* sp., etc ...), dans les larves d'Éphéméroptères non spécifiées et dans trois espèces d'Odonates. D'autres observateurs ont également admis une grande variété d'hôtes. Une exception est *Prosthodendrium (Acanthatrium) anaplocami* qui, parmi tous les insectes aquatiques étudiés, ne pénètre que les larves d'*Hexagenia bilineata* (ETGES, 1960). Le nombre des kystes par éphémère peut atteindre 170 pour *Mosesia chordeilesia* (J. HALL, 1959). GINETZINSKAYA et SHTEIN (1964) ont trouvé que 26,8-60 % des *Heptagenia* sp. qu'ils examinaient abritaient *Plagiorchis multiglandularis* ; le plus fort pourcentage d'infection se produisait dans les zones profondes et rocheuses d'un fleuve, là où le peuplement en *Heptagenia* est abondant.

La vitesse d'enkystement des cercaires est le plus souvent grande : presque toujours moins de 18 heures. Par exemple, *Plagiorchis vesperilionis parorchis* s'enkyste en 30-45 minutes (MACY, 1960) et *Mosesia chordeilesia* s'enkyste en 4-5 heures (J. HALL, 1959). Cependant l'enkystement de *Cercaria nyzetica* peut durer deux jours (SEITNER, 1945). Particulièrement intéressant est le cas de *Prosthodendrium (Acanthatrium) anaplocami* : elle attend, pour s'enkyster, que l'hôte-intermédiaire, *Hexagenia bilineata*, ait accompli sa mue subimaginale. Non enkystées dans les larves d'*Hexagenia*, les métacercaires n'infectent pas les animaux de laboratoire ; mais les métacercaires enkystées dans les imagos et les subimagos sont infectieuses (ETGES, 1960).

Aucun dommage dû à l'enkystement des métacercaires n'a été observé chez des Éphéméroptères. J. HALL (1959) mentionne une réaction tissulaire après une infection d'*Hexagenia limbata* par *Mosesia chordeilesia*. Les kystes adhérant aux muscles abdominaux sont entourés par une capsule fibreuse, semblable à celle du kyste-hôte caractéristique de *Crepidostomum farionis*.

Lorsqu'un trématode a un effet destructif chez un éphémère, il est difficile de considérer ce dernier comme un vrai hôte-intermédiaire. Par exemple, PIKE (1967) a trouvé que *Cercaria tarda* KHAN, 1961 pouvait pénétrer et s'enkyster dans *Cloeon* sp.; cependant, *Cloeon* meurt habituellement et dans les quelques cas où *Cloeon* survit, les métacercaires meurent.

Ainsi, l'étude des trématodes des Éphéméroptères pose de nombreux problèmes. Le problème majeur est celui de l'identification. Certains chercheurs ont simplement classé les éphémères par ordres, ce qui est manifestement insuffisant : *Crepidostomum cooperi* par exemple pénètre rapidement chez *Hexagenia* et ne pénètre pas chez *Heptagenia*. De même, JOYEUX et col. (1930) ont trouvé que *Pleurogenoides medians* pénétrait facilement dans les «*Ephemerides*», alors que 1033 *Cloeon dipterum* et 504 *Ordella* examinés par SCHEVCHENKO (1962) à partir d'une mare infestée n'ont libéré aucun *P. medians*. De la même façon, SEITNER (1945, *Cercaria neustica*) rejette les éphémères comme hôtes-intermédiaires de *Mosesia chordeilesia*, tandis que McMULLEN (1936) affirme avoir trouvé des *M. chordeilesia* chez les éphémères dans des conditions naturelles, en particulier chez *Hexagenia limbata* (J. HALL, 1959). SEITNER maintient ses espèces non identifiées d'éphémères dans une cuvette rince-doigts, tandis que J. HALL maintient *H. limbata* dans des jares cylindriques bien aérées et remplies de boue et d'eau. Parallèlement à l'identification, il est certain que les méthodes utilisées par les chercheurs ont une grande influence sur le succès des expériences d'infestation. En conclusion, l'étude des relations entre hôte-intermédiaires et trématodes est difficile en raison de la variabilité et de la complexité des cycles vitaux des trématodes eux-mêmes.

γ. Cestodes (Cestoidea)

Le cycle de développement des cestodes est connu chez une minorité d'espèces. Parmi celles-ci il semble que seulement deux espèces utilisant les éphémères comme hôte-intermédiaires soient connues; elles appartiennent toutes deux à l'ordre des Cyclophyllidea.

Des cysticercoïdes de *Hymenolepis multistriata* (RUDOLPHI, 1810) (famille Hymenolepididae) ont été trouvés à l'intérieur du corps de trois larves de *Cloeon* par GOLIKOVA (1960); ces cysticercoïdes sont ovales, épais et doubles (0,3-0,315 mm × 0,21-0,25 mm) pourvus d'une longue queue (1,8 mm). Bien que *Cloeon* soit le seul hôte-intermédiaire connu de cette espèce, le degré d'infection reste faible (3-15 cysticercoïdes par spécimen, chez 0,3 % des *Cloeon* examinés). L'hôte définitif de *H. multistriata* est un oiseau aquatique qui, apparemment, s'infecte en ingérant des éphémères.

JOYEUX et GAUD (1945) ont décrit un cysticercoïde chez une larve d'Ephéméride sp. sous le nom d'*Echinorhynchoaenia biuncinata* (famille Dilepididae). L'adulte est inconnu, mais il a été admis qu'il pourrait s'agir du cysticercoïde de *Tatria decantha* FUHRMANN, 1913, parasite d'oiseaux aquatiques, qui se développe chez *Agrion* (GOLIKOVA, 1960). JOYEUX et GAUD n'ont trouvé ce cysticercoïde qu'une seule fois, bien qu'ils aient examiné un grand nombre de larves du même gîte (à Si Allal Tazi, Maroc, en 1942). Le kyste, ellipsoïde, mesurait 200μ × 300μ; toute la larve était bourrée de corpuscules calcaires, ayant en moyenne 10μ, suivant leur plus grand diamètre. Le cou et le scolex évaginé avaient à peu près 250μ de long. Les ventouses avaient 100 à 120μ de diamètre; elles étaient armées de très fins crochets, disposés sur 4 ou 5 rangées; les plus grands atteignaient 3μ. Le rostre, très allongé, mesurait au moins 200μ de long, en extension imparfaite; il portait deux sortes de crochets: 1°/ une couronne de dix crochets, à sa base, mesurant 17μ de long; 2°/ une trentaine environ de petits crochets, disposés comme sur une trompe d'Acanthocéphale et ayant 7μ de long. Malgré les lacunes, tenant à

l'absence de plusieurs cysticercoïdes, JOYEUX et GAUD (1945) admettent que cette larve appartient indubitablement au genre *Echinorhynchotaenia* FUHRMANN, 1909, seul genre connu pour posséder des crochets ainsi insérés sur tout le rostre, comme sur les trompes d'Acanthocéphales.

5° NÉMATHELMINTHES

α. Nématodes (Nematoda)

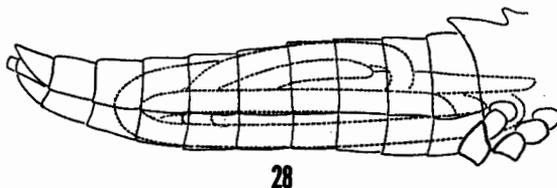


FIGURE 28. Aspect du nématode parasite dans l'abdomen de *Baetis posticus*, vu par MURPHY (1922) (imité de MURPHY, 1922).

De menus nématodes, libres ou enkystés, sont fréquents dans l'abdomen des larves d'Ephéméroptères : NEEDHAM et col. (1935) les ont signalés dans le tissu adipeux de *Stenonema*, où il n'est pas rare d'en trouver 10 ou 12; ces chercheurs ont vu que, très souvent, les kystes contiennent deux vers. MURPHY (1922) examinant 4 imagos ♀ de *Baetis vagans*, trouva dans chacune un unique et long nématode replié dans la cavité générale (Fig. 28). L'aspect de l'insecte était normal, ainsi que son vol; cependant, une fois fixé, l'abdomen qui aurait dû apparaître plein d'œufs ne contenait rien d'autre qu'un long nématode, rappelant le *Nectonema* parasite des *Leander* (ARVY, 1963). Parmi les espèces de nématodes d'éphémères on trouve deux groupes : certaines larves appartiennent à la sous-classe des Secernenteae, ordre Spirurida, dont les adultes sont parasites des Vertébrés; alors que d'autres appartiennent à la sous-classe des Adenophorae, ordre Enoplida, famille Mermithidae, dont les adultes vivent à l'état libre.

I. Spirurida

Le premier nématode d'éphémère décrit a été *Spiroptera ephemeridarum* (VON LINSTOW, 1892) (*Filaria*). Des kystes et des larves ont été trouvées dans 6 larves et un subimago d'*Ephemerella vulgata*. Des larves ont aussi été trouvées chez *Oligoneuriella rhenana*. Les larves mesuraient 1,28-4,60 mm × 0,31-0,13 mm. Le plus grand kyste avait une largeur de 0,35 mm. D'après SEURAT (1916) cette espèce n'est « pas susceptible d'identification. » Après avoir étudié les schémas de VON LINSTOW, le Pr. CHABAUD (Muséum d'Histoire Naturelle, Paris) place *S. ephemeridarum* dans cet ordre, sans pouvoir préciser s'il s'agit de Rhabdochoniinae ou de Cystidicolinae (communication personnelle).

Les larves de Rhabdochoniinae (famille Thelaziidae) mentionnées chez les éphémères comprennent les espèces *Rhabdochona cascadiella* WIGDOR, 1918, *R. denudata* (DUJARDIN, 1845) et *R. spp.* A maturité ces espèces sont parasites de poissons. Dans deux brèves communications GUSTAFSON (1939, 1942) a mentionné une infection naturelle de *R. cascadiella* et des infections expérimentales réussies de *Rhabdochona spp.* chez des larves d'*Hexagenia*. Ce chercheur a observé que les caractères génériques de *R. spp.* devenaient évidents dès le deuxième stade de

leur développement; le nématode alors s'enkyste, mais la croissance et la maturation se parachèvent par une mue supplémentaire. SHTEIN (1959) a fait une étude sur l'intensité de l'infestation des éphémères par *R. denudata*, dans un lac d'URSS. Seulement 1,9 % des *Ephemerella* examinés par ce chercheur contenaient des larves mais 21,8 % des *Heptagenia* étaient parasités par *R. denudata*. Le plus fort pourcentage d'infestation (47,3 %) a été observé dans la région du lac où l'importance des vagues est maximale; il existait là jusqu'à 36 larves chez un *Heptagenia*.

Les larves de deux espèces de Cystidicolinae (famille Hedruridae) ont été trouvées chez Ephemeroptera. GUSTAFSON (1939) a résumé brièvement le développement de *Spinitectus gracilis* WARD et MAGATH, 1917 chez *Hexagenia*. L'éphémère ingère des œufs; l'embryon se développe en 12 heures, en un premier stade larvaire, et en 3 jours en des stades larvaires avancés; de jeunes adultes de *S. gracilis* apparaissent en 3 jours chez des poissons nourris avec des *Hexagenia* contenant des larves de *S. gracilis*, âgées de 11 jours. Le développement de *Metabronema salvelini* (FUJITA, 1920) a été décrit par CHOQUETTE (1955). A la fois *Ephoron* (*Polymitarcys*) et *Hexagenia recurvata* sont des hôtes-intermédiaires. Quarante pour cent des *H. recurvata* examinés sont parasités par *M. salvelini* tandis que quelques larves seulement ont été trouvées chez *Ephoron* sp. Dans la plupart des cas, il n'y a qu'une larve par éphémère, mais on en trouve parfois deux ou trois. Les larves de *M. salvelini* ne s'enkystent pas et restent libres dans la cavité générale de l'éphémère. Des truites nourries avec *H. recurvata* s'infestent et contiennent des *M. salvelini* adultes 60-70 jours plus tard.

Des larves de *Tetrameres fissispina* (DIESING, 1861) (Tetramerinae, Tetrameridae) ont été trouvées chez *Cloeon dipterum* et *Ordella* par GARKAVI (1965). L'hôte-définitif est le canard domestique (et d'autres oiseaux) et au moins 6 espèces de poissons sont des hôtes-facultatifs (KOVALENKO, 1960). La mention de *T. fissispina* chez les éphémères n'est qu'une addition à la longue liste des hôtes-intermédiaires comprenant de nombreux arthropodes d'eau de mer et d'eau douce, de même que des Annélides.

II. Enoplida

DEGRANGE (1960) a observé des modifications des caractères sexuels secondaires chez des *Baetis rhodani*, parasités par des *Mermis*. Un subimago dont la taille était réduite à la moitié de la taille normale (l'aile antérieure mesurait 7,5 mm), n'avait pas de genitalia externes, mais sa morphologie était celle d'une ♀; le tissu adipeux était réduit à une mince couche, fragmentée et les IX^e et X^{èmes} segments abdominaux étaient occupés par un *Mermis*, pelotonné sur lui-même; or, ce subimago ♀ avait des yeux en turban, symétriques. L'intersexualité était encore plus nette chez un imago, dont la taille et la teinte étaient celles d'une ♀, mais qui avait deux yeux en turban rudimentaires, symétriques, situés aux angles internes des yeux normaux de la ♀. La dissection fit apparaître un très gros *Mermis*, de 39 mm de long et de 0,3 mm de large, replié cinq fois sur lui-même; il était logé dans la cavité abdominale, entre les II^e et IX^{ème} segments; la gonade ne contenait que quelques œufs. Le parasitisme de *Baetis rhodani* par un Mermithidae semble ainsi prouver le conditionnement hormonal de la morphologie oculaire et il est étonnant qu'aucun endocrinologue n'ait été tenté de vérifier expérimentalement l'existence de corrélations entre la gonade et les yeux, (la gonade ♀ s'opposant, apparemment, à la différenciation des yeux en turban). Quoi qu'il en soit sur ce point, il convient de remarquer que les *Mermis* peuvent abandonner leur hôte sans le tuer, il est donc possible de capturer des subimagos et des imagos intersexués, sans qu'il soit possible de dire quelle est l'origine de l'anomalie.

MUTTKOWSKI (1929) a trouvé un *Mermis*(?) sp. dans deux larves et un imago d'*Heptagenia* sp. dans le Parc national du Yellowstone (Wyoming).

β. Gordiacés (Gordiaceae) [Fig. 29, Planche IVi.]

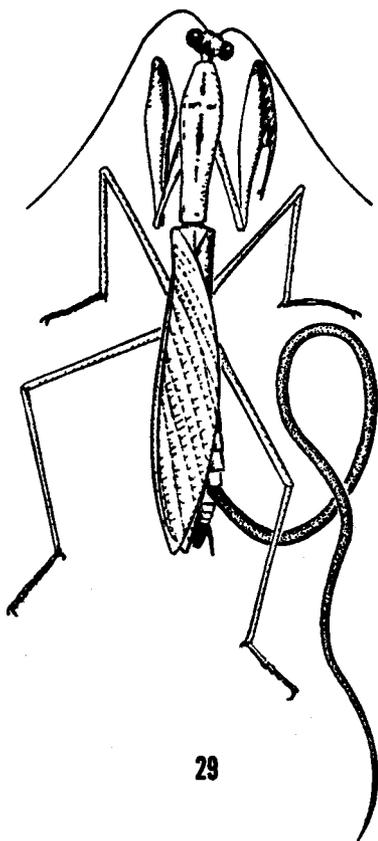


FIGURE 29. Libération par une mante d'un adulte de *Chordodes japonensis* (d'après INOUE, 1967).

Les larves de Gordioidea (famille Chordodidae) sont connues chez les éphémères depuis qu'en 1856 MEISSNER vit *Parachordodes tolosanus* (DUJARDIN, 1842) (*Gordius*) pénétrer par effraction dans les larves d'*Ephemera* à travers le tégument des pattes. Des recherches plus récentes ont montré que les observations de MEISSNER contenaient quelques erreurs. *P. tolosanus* entre par la bouche (DORIER, 1965). Le développement de cette espèce a été décrit par VON LINSTOW (1891) qui, plus tard (1892), a mentionné sa présence chez *Cloeon dipterum*. Les larves de *P. tolosanus* s'enkystent dans des insectes aquatiques. Quand la larve, ou le subimago, est ingéré par un coléoptère, elle atteint sa maturité. Ensuite, elle quitte cet hôte pour un stade de vie à l'état libre, où la reproduction sexuelle intervient. Les œufs sont déposés sur des plantes aquatiques, les jeunes embryons s'échappent des œufs, trouvent leur hôte et le cycle recommence. Alors qu'un insecte aquatique comme hôte-intermédiaire est utile autant pour la

survie pendant l'hiver que pour le transfert de *P. tolosanus* à un hôte adéquat, il ne s'agit que d'une partie occasionnelle du cycle de vie. Un développement ne comportant pas de stade enkysté peut se faire, si la larve trouve directement un hôte favorable (DORIER, 1965).

Les infestations par des larves de *Paragordius*, vraisemblablement de *P. varius* (LEIDY, 1851), ont récemment été étudiées chez les insectes aquatiques par WHITE (1966, 1969). Les pourcentages d'infestation des éphémères étaient : *Baetis* spp. 2,1 %, *Leptophlebia* sp. 2,3 % et *Ephemerella* sp. 4,1 %. Des larves à la fois bilobées et tribolées ont été trouvées. Les éphémères parasitées sont facilement identifiables en raison de la réduction de leurs ailes (de 1/4 à 1/2), par rapport à celle des éphémères normales.

Les travaux les plus détaillés sur l'association des éphémères-Gordioidea semblent être ceux de INOUE (1960, 1962) avec *Chordodes japonensis* INOUE, 1952 et *Cloeon dipterum*. INOUE (1960) s'est demandé comment des larves à locomotion aussi lente que les larves de *Chordodes* et, d'autre part, pourvues seulement de stylets mousses, pouvaient pénétrer dans les larves d'insectes et d'éphémères en particulier. Ses recherches expérimentales ont prouvé que les larves de *Cloeon* s'infestent par ingestion ; deux jours après leur pénétration *per os*, les larves de *Chordodes japonensis*, qui ont traversé la paroi intestinale, sont entourées d'un mucus éosinophile auquel s'ajoute, au cours du troisième jour de l'infestation, une ou plusieurs couches de cellules ; ces dernières sont probablement constituées par des leucocytes de la larve de l'éphéméride ; la larve du Gordidé est ainsi enkystée et dès lors ne varie guère : que les kystes soient examinés 3 jours ou 15 jours après leur pénétration dans l'éphémère, ils ont exactement le même aspect et les kystes des subimagos et des imagos sont identiques à ceux des larves ; les kystes ne semblent donc pas évoluer chez l'éphéméride. Cependant, les larves des Gordidés enkystées semblent bien vivantes, pendant au moins trois semaines, car observées baignant dans une solution de rouge neutre à 0,1 %, les probocis issus des kystes prélevés chez des larves de *Cloeon* se déplacent, lentement il est vrai, mais pendant un certain temps, après avoir été soustraits à leur enveloppe ; en outre, des essais faits sur des Mantes prouvent que les kystes prélevés sur des *Cloeon* restent infestants pour ces insectes pendant au moins deux semaines après leur entrée chez l'éphémère. *Cloeon* s'est montré être un hôte-intermédiaire plus efficace que *Chironomus* ou *Culex*. Après examen des mantes infestées, INOUE a admis que l'enveloppe cellulaire et le kyste sécrété par *Cloeon* est plus facilement digéré que le kyste contenu chez les larves des deux diptères.

INOUE a pu infecter des mantes, au laboratoire, en les nourrissant directement avec des larves de *Chordodes*, mais il admet néanmoins que des hôtes-intermédiaires sont nécessaires, dans les conditions naturelles, pour les raisons suivantes. *C. japonensis* ne peut pas tolérer la dessiccation pendant plus de 20 secondes, de sorte qu'il ne peut quitter l'eau. Or, les mantes ne vont pas dans l'eau et même si elles y tombaient par accident, elles nageraient à la surface et les larves de *Chordodes* vivent sur le fond et ne nagent pas. Ainsi un hôte-intermédiaire est nécessaire. De plus, seulement 25 % des mantes nourries directement avec des larves de *C. japonensis* s'infestent, alors que l'on trouve 81 % d'infestation chez les mantes qui ont été nourries avec des *Cloeon*.

Dans des conditions expérimentales normales, on trouve 8-49 *Chordodes* par éphémère. Pourtant INOUE (1960) a réussi à infecter un individu par 386 larves en le plaçant dans une petite assiette remplie de *Chordodes*.

Parachordodes tolosanus et *Paragordius varius* ont été mentionnés comme pseudoparasites de l'homme [NUTTALL (1899), CARVALHO (1942)]. D'après DORIER (1965) l'infestation s'effectue probablement lors d'ingestion d'eau.

6° ARTHROPODES

a. Crustacés (Crustacea, Cladocera, Chydoridae)

Les Cladocères sont aussi des invertébrés éphéméroptérophiles : introduits par hasard dans les bacs d'élevage, ils prolifèrent admirablement. C'est ainsi que DEGRANGE (1960) a observé une multiplication remarquable du cladocère *Alona guttata* var. *tuberculata* G. O. SARS ; élevés seuls, les *Alona* disparaissent en moins de trois mois, alors que toutes conditions restant semblables, ils persistent, s'ils cohabitent avec des *Centroptilum luteolum*. Il est vraisemblable que dans la nature de nombreuses biocoénoses de ce type existent, qui passent inaperçues, qu'elles soient temporaires ou permanentes.

β. Hydracariens (Arachnida, Acari, Hydrachnellae) [Planche IVj.]

Les hydracariens sont des prédateurs qui s'attaquent aux végétaux et aux animaux aquatiques, vivants ou morts, sur lesquels ils parviennent à se fixer ; ils sont volontiers cannibales ; même des larves relativement grosses : de Chironomides, d'Asellides, d'Ephéméroptères ... peuvent leur servir de proie.

Dès 1900, PIERSIG avait signalé des *Limnesia koenikei* PIERSIG, 1894 (famille Limnesiidae), sur des larves d'Ephéméroptères.

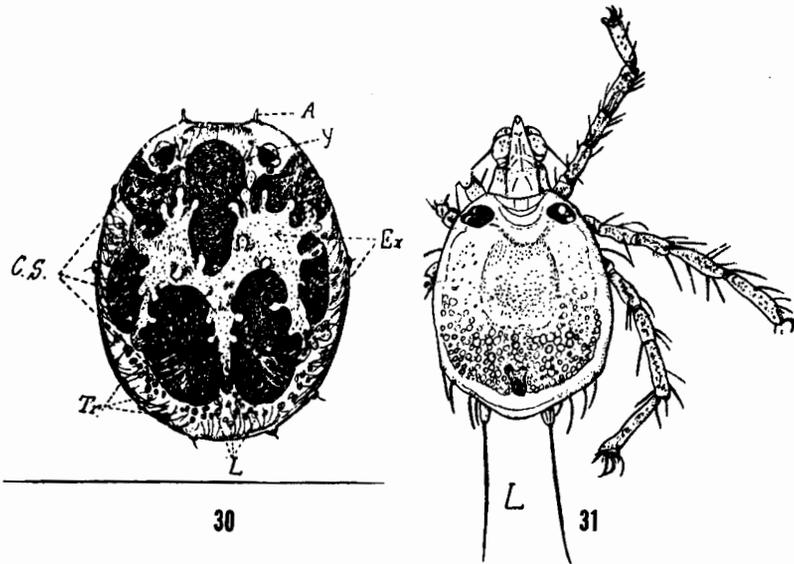


FIGURE 30. *Hygrobates nigromaculatus*, avec ses soies anténiformes (A), ses yeux (Y), ses organes excréteurs (Ex, en blanc), ses caeca gastriques (CS, en noir), ses leucocytes (L), ses trachées (Tr) (d'après MOTAS, 1928).

FIGURE 31. Une larve d'*Hygrobates longipalpis* (d'après MOTAS, 1928).

MOTAS (1928) a observé des *Hygrobates longipalpis* HERMANN, 1804 et des *Hygrobates nigromaculatus* LEBERT, 1879 (famille Hygrobatidae), sur des larves d'Éphémères de la région de Grenoble, en particulier sur des *Baetis* (Fig. 30-32).

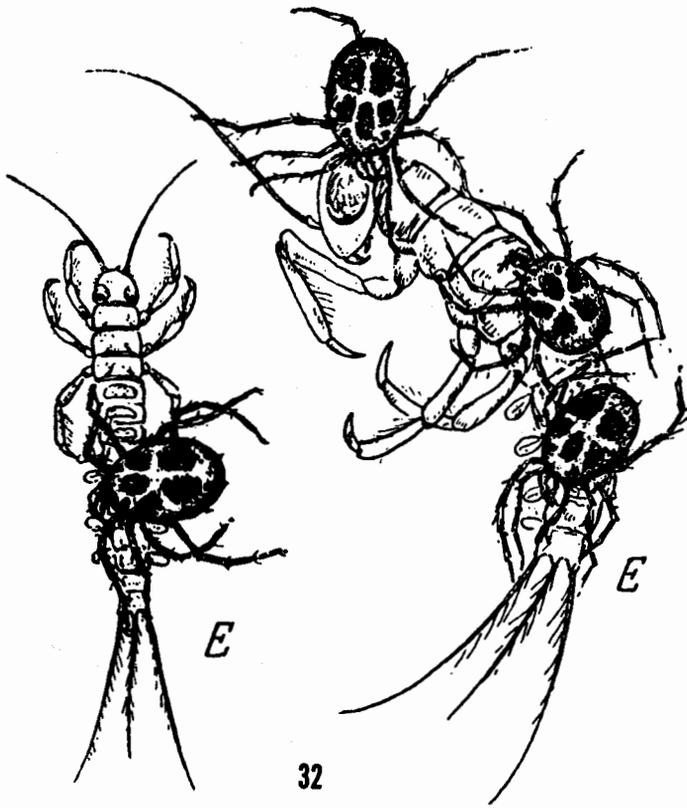


FIGURE 32. Des larves d'éphémères (E) attaquées par des hydracariens (d'après MOTAS, 1928).

UCHIDA, lors d'un stage de recherche au laboratoire d'Evolution, à Paris, a vu (1932) des larves d'Éphéméroptères qui, s'affairant sur le fond, étaient soudainement entourées et attaquées par plusieurs *Limnesia fulgida* BERLESE, 1882, et VIETS a remarqué, lors d'une expédition aux Iles de la Sonde, des *Parasitalbia sumatrensis* VIETS, 1935 (famille Axonopsidae), fixés sur le corps et les branchies des larves de l'éphéméride *Povilla corporaali*. Vers la même époque BADER (1938) a observé des *Limnesia koenikei* sur des *Cloeon dipterum*. Plus récemment enfin, BOTTGER (1962) a trouvé des *Arrenurus globator* (MÜLLER, 1776) (famille Arrenuridae) et des *Piona nodata nodata* (MÜLLER, 1776) (famille Pionidae) sur des larves d'Éphéméroptères, non autrement précisées.

Il semble donc que les Hydracariens éprouvent un attrait certain pour les larves d'Éphéméroptères : UCHIDA (1932) qui les avait longuement observés et qui les avait vu s'orienter directement vers les éphémères, admettait qu'ils étaient doués d'un sens particulier — probablement chimiotactique — leur permettant d'identifier le gîte de leurs proies préférées.

γ. Diptères (Insecta, Diptera)

A. Chironomidae

Le parasitisme des éphémères par des chironomes est connu en Amérique du Nord [CLAASSEN (1922), ROBACK (1953,1966), MAYO (1969)], en Tchécoslovaquie [ŠULC et ŽAVŘEL, 1924], en France [HUBAULT (1927), DORIER (1936), CODREANU (1939), VERRIER (1952)], en Angleterre

[EDWARDS (1929), GILLIES (1951), HENSON (1955, 1956)], en Allemagne (SCHOENEMUND, 1930), au Japon (UÉNO, 1930), en Lettonie (PAGAST, 1931), en Argentine (ROBACK, 1965).

Les chironomides observés sont *Symbiocladius equitans* (CLAASSEN), *S.* (*Phaenocladius*) *rhithrogenae* (ZAVREL) (= *Phaenocladius microcephalus* ŽAVŘEL; = *Dactylocladius brevipalpis* GOETGHEBUER), *S.* (*Acletius*) *wygodzinskyi* ROBACK, *Symbiocladius* sp., *Epoicocladius ephemerae* (KIEFFER), et *Epoicocladius* sp.

Les éphémères-hôtes sont *Rhithrogena alpestris* (VERRIER, 1952), *R. aurantica* (FONTAINE, 1964), *R. doddsi* (ROBACK, 1953), *R. semicolorata* [ŠULC et ŽAVŘEL (1924), DORIER (1926)], *Ecdyonurus fluminum* [ŠULC et ŽAVŘEL (1924), CODREANU (1939)], *E. forcipula* et *E. venosus* (VERRIER, 1952), *E. dispar*, *E. torrentis* et *E. subalpinus* (LANDA, 1970), *Epeorus* (*Iron*) *vitrea* (ROBACK, 1953, 1966), *Ephemera danica* [GILLIES (1951), HENSON (1955)], *E. vulgata* [ŠULC et ŽAVŘEL (1924), PAGAST (1931), HENSON (1955)], *Heptagenia lateralis* [SCHOENEMUND (1930), CODREANU (1934b)], *Hexagenia recurvata* (JOHANNSEN, 1937), *Thraulodes speciosus* (MAYO, 1969), et *Thraulodes* sp. (ROBACK, 1965).

Les biotopes sont variés, mais le plus souvent il s'agit d'eaux vives, riches en oxygène, courant sur des fonds propres.

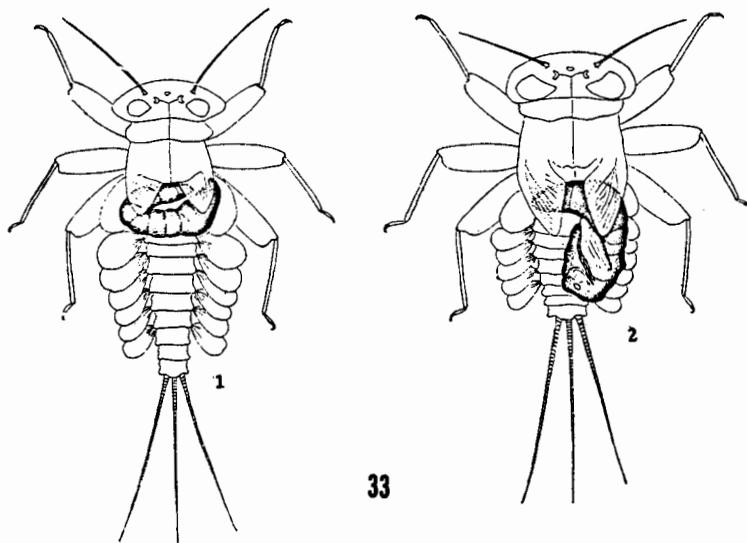


FIGURE 33. Première figuration d'un Chironomide (*Symbiocladius equitans*) parasite d'une larve de *Rhithrogena* sp.: 1) larve; 2) pupa (d'après CLAASSEN, 1922).

La zone de fixation du diptère varie suivant qu'il s'agit de larves ou de pupes; les premières se logent le plus souvent sous les branchies et se disposent médialement par rapport à la base de la branchie, mais on peut les trouver à proximité des coxae moyennes et postérieures, voire sous les tergites abdominaux, les pupes s'attachant toujours aux sternites thoraciques, entre les II^e et III^{èmes} paires de pattes. Les *Symbiocladius equitans* font saillie sur le dos de l'éphémère (Fig. 33), tout comme les *Symbiocladius* (*Phaenocladius*) *rhithrogenae* (Fig. 34); les *Symbiocladius wygodzinskyi* attachent leur cocon membraneux latéralement par rapport au thorax (ROBACK, 1965) (Fig. 35) alors que les *Epoicocladius ephemerae* attachent leur cocon gélatineux sur la face ventrale de leur hôte.

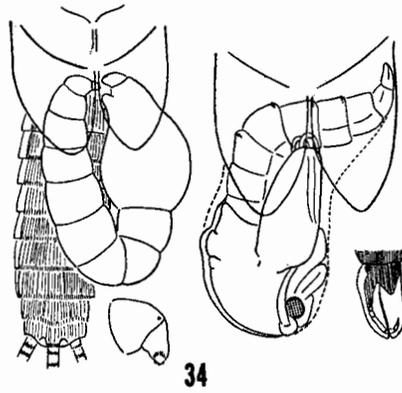


FIGURE 34. *Symbiocladius (Phaenocladius) rithrogenae* (= *P. microcephalus*): à gauche) larve; à droite) pupe $\circ \rightarrow$ (imité de ŠULC et ŽAVŘEL, 1924).

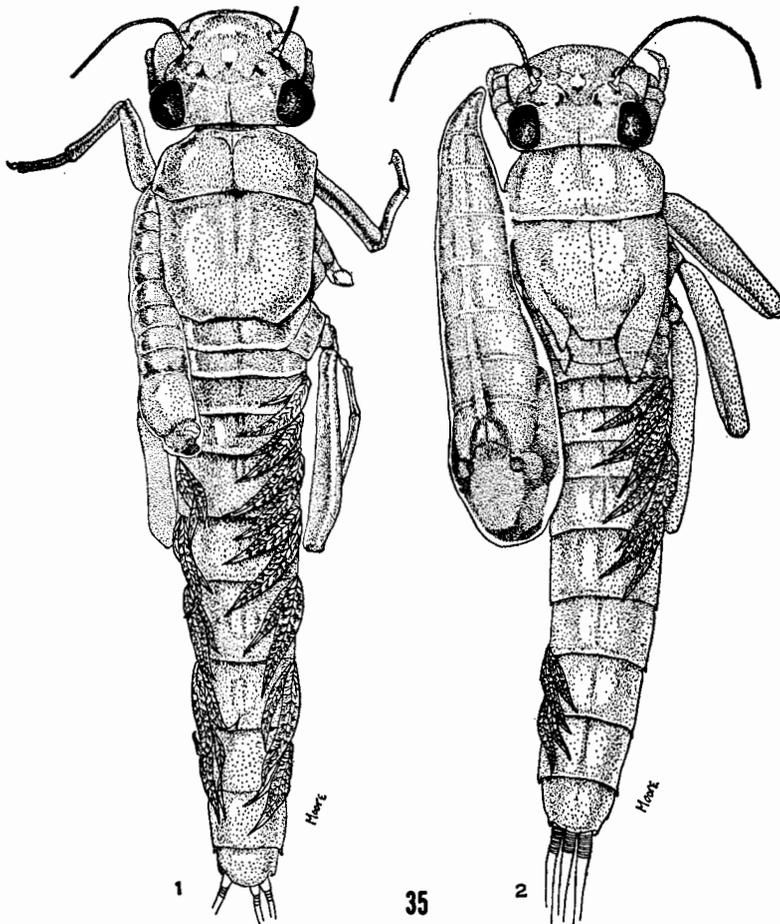


Fig. 35. *Symbiocladius (Acletius) wygodzinskyi*, sur des larves ♀ de *Thraulodes* sp.: 1) larve; 2) pupes ♀ (d'après ROBACK, 1965).

Les rapports des associés, éphémère-chironomide, peuvent être simples, l'éphémère ne fournissant au chironome qu'un support fixe et brassant par ses battements branchiaux les courants d'eau, vecteurs de proies ; mais ces rapports peuvent être néfastes, voire mortels pour l'éphémère.

1°/ Rapports anodins :

Un exemple du premier type de rapports est fourni par *Epoicocladius ephemerae* : la larve fixée par ses pseudopodes aux soies des *Ephemera danica*, ou *E. vulgata*, s'établit au niveau d'une coxa (moyenne ou postérieure), mais elle reste libre de se déplacer sur l'éphémère ; elle peut dévorer les particules alimentaires déposées sur les branchies, qui sont ainsi maintenues propres (EDWARDS, 1929) ; se déplaçant sur l'hôte, le chironome peut aussi passer de *E. danica* à *E. vulgata* (GILLIES, 1951). Un exemple récent de ce genre de rapport a été apporté par MAYO (1969), avec un chironomide inféodé à *Thraulodes speciosus* ; il s'agit d'un *Symbiocladius* qui, ni à l'état de larve, ni à l'état de puppe, n'attaque le tégument de son hôte ; entouré par une membrane granuleuse jaunâtre, sauf au niveau de la tête, le chironome ne provoque aucun dommage apparent : il gêne le développement normal des branchies, qui sont localement atrophiées. Il en est de même de *Symbiocladius (Acletius) wygodzinskyi*, qui provoque l'atrophie des ébauches alaires et des branchies du côté où il fixe son cocon sur le thorax de son hôte (ROBACK, 1965).

2°/ Rapports néfastes :

Des exemples de rapports néfastes entre deux associés ont été souvent observés depuis CLAASSEN (1922) ; ce dernier remarqua que l'étui de soie protecteur qui entourait ses *Symbiocladius equitans (Trissocladius)*, étant apparemment parfaitement clos, ne devait pas permettre la capture de proies ; d'ailleurs les petites tailles de la tête et des pièces buccales n'étaient pas en faveur du broiement de proies de quelque résistance ; le contenu stomacal enfin était exclusivement constitué par des débris de tissus animaux.

Au début de la mue des *Rhithrogena*, CODREANU (1927b) a vu le *Symbiocladius (Trissocladius)* parasite s'agiter, frotter sa tête contre le tégument décollé de l'éphémère, le percer, s'insinuer par la brèche ainsi ouverte, s'installer sur la paroi molle de l'éphémère et sécréter une nouvelle enveloppe, l'ancien fourreau restant attaché à l'exuvie abandonnée par l'éphémère. Suivant CODREANU (1939), à tous les stades, les *Symbiocladius rhithrogenae* se nourrissent aux dépens du milieu intérieur de l'hôte, à tel point, que lorsque l'éphémère est parasitée par *Trichodubosquia epeori*, les sporontes épineux et les spores libres de cette Microsporidie peuvent être retrouvés dans l'intestin du Chironomide. Une association éphémère-chironome qui persiste depuis quelque temps se traduit par un épaississement du sang, qui devient laiteux, hypercoagulable, extrêmement riche en leucocytes, souvent en mitoses. Après l'éclosion du chironomide, les larves de *Rhithrogena* qui ont été parasitées sont gonadectomisées ; elles sont aisément identifiables, car elles portent le sac pupal vide du parasite ; les testicules sont moins affectés que les ovaires : ils ont des spermatozoïdes ; les ovaires ont des ovocytes dégénérés et sans vitellus. Incapables de muer, les larves finissent par périr avant la mue subimaginale.

C'est par des plaies microscopiques faites dans le repli mésothoracique dorsal, situé au-dessous des fourreaux alaires, que le parasite ingère le milieu intérieur de son hôte ; les leucocytes de l'hôte sont influencés par le parasite : ils deviennent surabondants, se comportent en phagocytes, s'anastomosent entre eux pour constituer un tissu lâche, «en nappes, en cordons, en flots» (CODREANU, 1935), dans lesquels certaines cellules à noyaux géants et difformes ont incité

CODREANU à interpréter ce tissu néoformé comme un «cancer», ou une «leucémie», apparentés aux «sarcomes des tissus hémolymphatiques» des vertébrés : il est bien certain qu'il n'en est rien : cancers et leucémies ont de tout autres déterminismes ; il s'agit seulement d'un tissu qui témoigne d'abord de l'irritation et ensuite de l'épuisement de l'hôte.

B. *Simuliidae*

Le commensalisme similie-éphémère, observé pour la première fois il y a près de cinquante ans dans la région orientale de l'Himalaya (RIBIERO, 1926), a été retrouvé au Turkestan (RUBTSOV, 1948), au Kénia (VAN SOMEREN et MACMAHON, 1950), dans le lac Kivu (MARLIER, 1950), dans la Dayi River, affluent de la Volta, en Afrique occidentale britannique (BERNER, 1954), au Cameroun [GRENIER et MOUCHET (1958), GERMAIN et col. (1966)] et en Ouganda (CORBET, 1960).

On connaît plusieurs espèces de simulies associées à des éphémères :

— *Simulium (Phoretomyia) berneri* FREEMAN [BERNER (1954), FREEMAN (1954), CROSSKEY (1965)]

— *Simulium (Phoretomyia) copleyi* GIBBINS (VAN SOMEREN et MACMAHON, 1950)

— *Simulium (Phoretomyia) diceros* FREEMAN et DE MEILLON [MARLIER, 1950 (*S. ? naveri*)]

— *Simulium ephemerophilum* RUBTSOV (RUBTSOV, 1948)

— *Simulium (Phoretomyia) kumboense* GRENIER et col. [GRENIER et col. (1965), GERMAIN et GRENIER (1967)]

— *Simulium (Phoretomyia) lumbwanum* DE MEILLON [VAN SOMEREN et MACMAHON (1950), CORBET (1960)]

— *Simulium (Phoretomyia) marlieri* GRENIER [MARLIER (1950), GRENIER (1950)]

— *Simulium (Phoretomyia) rickenbachi* GERMAIN et col. (GERMAIN et col., 1966)

Récemment, CROSSKEY (1969) a érigé le nouveau sous-genre *Phoretomyia*, avec *Simulium copleyi* GIBBINS comme type, pour grouper toutes les Simulies d'Afrique tropicale dont les premiers stades évolutifs sont obligatoirement fixés et transportés par des éphémères. Suivant ce chercheur, ces simulies sont écologiquement distinctes de toutes les autres, non seulement d'Éthiopie mais encore de presque toutes les autres simulies de par le monde. Les espèces éthiopiennes qui ont ce comportement, diffèrent biologiquement et même morphologiquement de toutes les simulies africaines, de sorte qu'elles ne peuvent être classées dans les sous-genres actuellement connus.

Les éphémères-hôtes préférés sont des larves âgées, lithophiles, à rhéotropisme positif ; les unes sont des Heptageniidae (telles *Afronurus*, *Ecdyonurus* ...), les autres sont des Oligoneuriidae, telle *Elassoneuria*, d'autres des Baetidae. L'association des deux organismes est apparemment conditionnée par des exigences analogues : grande richesse des eaux en oxygène dissous, nutrition de même type. L'association similie-éphémère peut être trouvée en altitude, dans les eaux rapides et froides le plus souvent, mais aussi parfois dans des eaux lentes et riches en matière organique, telles les *Elassoneuria* sp. trouvées par GRENIER et MOUCHET, en 1958.

Les larves de similie se fixent le plus souvent à la base des coxa mais aussi et presque aussi souvent, latéralement, sur un segment abdominal, et parfois en arrière du labium. Le cocon nymphal semble être toujours fixé sous le fourreau alaire mésothoracique, son ouverture étant, dans tous les cas, orientée vers l'arrière (Fig. 36).

Les diverses simulies fixées sur des éphémères présentent des caractères réellement aberrants quand on les compare aux simulies qui vivent libres ; CROSSKEY (1969) a remarqué que les

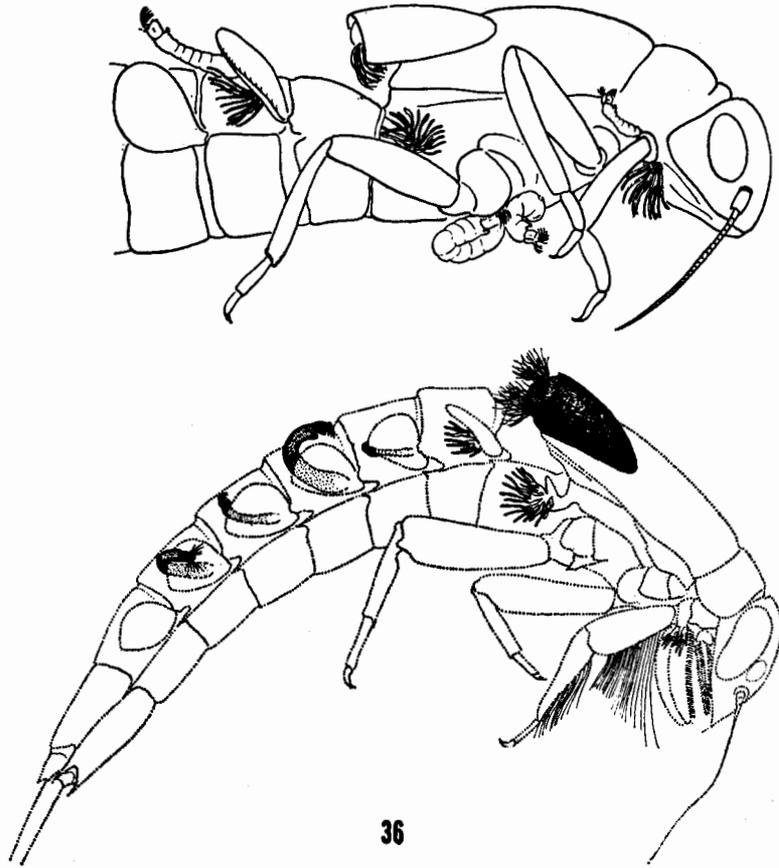


FIGURE 36. Larves d'*Ellassoneuria* sp., porteuses des pupes et des larves de *Simulium* (*Phoretomyia*) *kumboense* : en haut) une pupe et 4 larves, fixées aux bases des pattes et aux branchies (d'après GRENIER et col., 1965); en bas) une pupe et 4 larves, attachées aux branchies (d'après CROSSKEY, 1965).

larves de *Simulium* fixées sur les éphémères ont le plus souvent une grosse tête bulbeuse, un apotome céphalique, un hypostome, des mandibules, un abdomen ... différents de ceux des *Simulium* typiques; l'abdomen des pupes porte des crochets supplémentaires; le cocon enfin est plus petit que celui des *Simulium* libres ... toutes ces particularités pouvant être interprétées comme autant d'adaptations des larves de simulies au transport par leur hôte. La signification d'autres particularités est plus obscure et avec CROSSKEY (1969) on peut se demander pourquoi la larve de *Simulium* (*P.*) *berneri* a un hypostome si particulier, pourquoi la tête des larves de *S. (P.) copleyi* est aberrante, ou pourquoi les larves de *S. (P.) lumbwanum* ont des antennes aussi réduites.

DISCUSSION

De tous temps appréciées des pêcheurs, les larves d'éphéméroptères jouent un rôle biologique important; elles constituent une liaison réellement vitale entre les algues et autres microorganismes et l'homme, en passant par les nombreux poissons comestibles; quand la pollution

provoque la disparition des éphémères, les faunes piscicoles et aviennes s'appauvrissent ou disparaissent. Un parasitisme massif pourrait avoir le même effet.

Utiles par leurs larves, les éphémères comptent parmi les insectes constituant la manne, nourriture riche en muscle et en œufs; en France *Oligoneuriella rhenana* et *Polymitarcys virgo* ont produit certaines années jusqu'à 100 tonnes de manne fraîche, dans la seule vallée de la Saône (DENIS et col., 1937); chaque éphémère peut produire un nombre invraisemblable d'œufs: *Polymitarcys virgo* pond environ 300 œufs, mais *Baetisca rogersi* en pond environ 2200, c'est dire l'importance des éphémères en tant que transformateurs des formes vivantes végétales aux formes vivantes animales. Il serait donc fondamentalement important de connaître parfaitement leurs besoins de toutes natures, les parasites néfastes pour les éphémères et d'une manière plus générale tous les êtres impliqués dans leur cycle vital.

Nous avons montré que les éphémères peuvent être les vecteurs passifs, d'agents microscopiques variés, moisissures (*Saprolegnia*), algues (Cyanophycées, Chlorophycées), protistes, qu'il s'agisse de formes libres ou enkystées, de spores, etc....; elles contribuent ainsi à leur dispersion. Les éphémères peuvent aussi transporter passivement des organismes plus complexes telles que diverses larves de Diptères. Dans tous ces cas il s'agit de simple phorésie, l'organisme véhiculé se fixant sur l'éphémère sans prédilection, comme il le fait apparemment sur tout autre support; il est rationnel d'admettre que les *Hexagenia*, par exemple, transportent des *Anabaena*, *Chlamydomonas*, *Chlorococcum*, *Phormidium* ... comme le font les Odonates [MAGUIRE (1963), STEWART et SCHLICHTING (1966)] et probablement de nombreux autres insectes aquatiques. À cet égard, il peut être bon de souligner que la cyanophycée *Anabaena* est néfaste pour les vertébrés domestiques (PALMER, 1959) et pourrait intoxiquer le bétail, si elle proliférait abondamment dans les mares utilisées comme abreuvoirs.

Les éphémères semblent être aussi les vecteurs passifs des simulies, auxquelles elles fournissent supports, abris, menus courants brassés par les battements des branchies et vecteurs de proies; les larves peuvent être trouvées en des points variés du corps de l'éphémère: en arrière du labium, entre les pattes, entre les branchies; il semble qu'elles restent autonomes pendant toute la phase larvaire de leur cycle vital; ensuite, elles se fixent sous les ailes de leur hôte et c'est toujours là qu'on trouve les pupes et les cocons. Une seule larve d'éphémère peut ainsi transporter plusieurs simulies: CROSSKEY (1965) a compté 11 larves, une puppe et un cocon vide, de *S. (P.) kumboense*, attachés sur un seul *Elassoneuria* et sur 15 *Elassoneuria*, examinés au Cameroun, par GILLIES, 11 portaient des simulies. Le commensalisme simulie-éphémère peut donc être conçu rationnellement comme une gêne et parfois une charge pour l'éphémère qui se semble pas en être autrement affecté: sa taille et ses mues sont normales. On avait d'abord admis que les émergences de la simulie et de l'éphémère devaient être simultanées; en fait, il n'existe pas de synchronisme entre l'émergence de la simulie adulte et celle de son hôte; la plupart des pupes, ou des exuvies de pupes, observées par CORBET (1960, 1961), étaient fixées sur des larves d'*Afronurus* parvenues à leur pénultième stade. La plupart des *Simulium* inféodés à des éphémères sont, jusqu'à plus ample information, sans incidence pathologique chez les vertébrés.

Comme les simulies, certaines larves de Diptères inféodées aux éphémères semblent inoffensives pour ces dernières: tel l'*Epoicocladus* trouvé sur *Ephemera vulgata* par ŠULC et ŽAVŘEL (1924); ces chercheurs ont admis que le diptère associé à l'éphémère broutait les débris des proies de l'éphémère et les diatomées retenues entre les touffes des soies, ou les filaments branchiaux, de son hôte, comme MAYO (1969) admet que *Thraulodes speciosus* n'est pas incommodé par son *Symbiocladus* commensal. Il n'en est pas de même de nombreuses larves de Diptères, qui se comportent en spoliateurs épuisant leur hôte.

Les rapports des parasites internes des éphémères avec leur hôte sont généralement sans ambiguïté, par comparaison avec ceux des organismes fixés temporairement ou définitivement sur les éphémères; en effet, quand une chytridinée, une microsporidie, un cilié, un nématode ... envahit un éphémère et accomplit là une part de son cycle vital, c'est au détriment de l'éphémère: les *Endoblastidium caulleryi* et *E. legeri*, les *Ophryoglena collini*, certain nématode (*Mermis*), certaines larves de Diptère tel *Symbiocladius rhithrogenae*, ovariectomisent leur hôte; sans être à l'origine d'une aussi grave atteinte, certaines microsporidies, *Spirinella adipophila* etc... font disparaître toute trace de tissu adipeux chez leur hôte. Seules les grégaires semblent être des parasites internes peu vulnérants pour les éphéméroptères qui les hébergent. Les trichomycètes enfin s'installent sur la paroi chitinisée de l'intestin terminal, sans dommage apparent pour l'éphémère.

CONCLUSIONS

L'examen de la littérature éphéméroptérologique a permis de retrouver plus de 120 espèces d'invertébrés inféodés aux éphémères, soit qu'ils prolifèrent préférentiellement à leur voisinage, comme certains turbellariés et crustacés, soit qu'ils s'associent aux éphémères jusqu'à se fixer sur elles, au moins pendant une partie de leur cycle vital, comme les péritriches, les trichomycètes, certaines larves de simulides ou de chironomides; dans tous ces cas, il s'agit de biocoenoses harmonieuses, ou de phorésie pure, la vie des commensaux n'interférant pas avec la vie de l'éphémère-hôte, qui leur est utile par sa seule présence.

Dans tous les autres cas de biocoenoses observées, les éphémères sont plus ou moins gravement affectés par leurs commensaux. Lorsque l'affection est légère, seules les réserves banales, telles que le tissu adipeux, le glycoène, s'épuisent sous l'effet du parasite. A la consommation des réserves tissulaires banales peut s'ajouter la compression des organes de l'hôte, par le pullulement des parasites, qu'il s'agisse de la compression du tube digestif ou de la compression du système musculaire; dans ce dernier cas, les muscles comprimés s'atrophient et l'éphémère perd sa promptitude à esquiver les attaques de ses prédateurs; il en est très généralement ainsi au cours du parasitisme par les microsporidies. Enfin les parasites peuvent s'attaquer directement aux réserves nobles des éphémères, à la gonade et au vitellus des œufs; c'est alors qu'on peut voir apparaître de l'intersexualité chez les ♀, le parasitisme réalisant en fait l'équivalent d'une ovariectomie.

SUMMARY

Phoresies, biocoenoses and thanatocoenoses in the Ephemeroptera

A review of the literature shows more than 120 species of invertebrates dependent in some manner upon Ephemeroptera. Certain algae, fungi and protozoa are passively dispersed. Another association occurs when certain Planaria and Crustacea proliferate in a habitat shared with a mayfly. A phoretic association can occur with certain Trichomycetes, Peritrichida, Chironomidae and Simuliidae, all of which pass at least part of their life attached to mayflies. These are case of harmonious biocoenosis or phoresis in which the commensal associate does not interfere with the host mayfly.

In other types of associations the mayflies are affected to some degree by their associates. In cases of light infections, only reserve tissues are consumed by the parasites. To this can be added the compression of the mayfly's organs, either the digestive tract or the muscle system.

When muscles are affected, they atrophy and the mayfly loses its ability to evade predators. Other parasites can consume entirely all tissue of the mayfly, resulting in death. Finally, some parasites attack the gonads and eggs, resulting in cases of apparent intersexuality.

ZUSAMMENFASSUNG

Phoresien, Biocönososen und Thanatocönososen in Ephemeroptera

Eine Nachprüfung der Literatur zeigt mehr als 120 Arten von wirbellosen Tieren, welche in irgend einer Art von Ephemeroptera abhängig sind. Gewisse Algen, Pilze und Protozoen sind passiv verteilt. Andere Assoziationen kommen vor, wenn gewisse Planarien und Crustaceen sich in einem mit Eintagsfliegen geteilten Habitat fortpflanzen. Eine phoretische Assoziation kann vorkommen mit gewissen Trichomycetes, Peritrichida, Chironomidae und Simuliidae, welche alle mindestens einen Teil ihres Lebens an Eintagsfliegen angehaftet verbringen. Dies sind Fälle von harmonischen Biocönose oder Phoresie in welcher die kommensale Assoziation nicht den Eintagsfliegenwirt hindert.

In anderen Typen von Assoziationen sind die Eintagsfliegen zu einem gewissen Grad von ihren Genossen beeinträchtigt. In Fällen von leichten Infektionen sind von den Parasiten nur die Reservegewebe konsumiert. Dazu kann das Zusammenpressen von den Organen der Eintagsfliege, entweder das Verdauungssystem oder das Muskelsystem, beigefügt werden. Wenn die Muskeln betroffen sind, verkümmern diese, und die Eintagsfliege verliert ihre Fähigkeit, ihren Räubern zu entweichen. Andere Parasiten können alle Gewebe der Eintagsfliege ganz konsumieren, und dadurch den Tod verursachen. Schliesslich greifen einige Parasiten die Gonaden und Eier an, welche Fälle scheinbar Intersexualität bewirken.

REMERCIEMENTS

Nous exprimons nos très vifs remerciements aux nombreuses personnes qui nous ont apporté aide, encouragement ou collaboration dans la préparation de cet ouvrage. En particulier nous aimerions remercier Pr. R. Ph. DOLLFUS (Paris), Pr. A.G. CHABAUD (Paris), Dr. J.F. MANIER (Montpellier), Dr. J.E. BYRAM (Tallahassee), Mr. W.M. BECK, JR. (Tallahassee), Mr. E.I. HAZARD (Gainesville) et Dr. J.E. TRAVER (Amherst).

Nous sommes reconnaissants aux auteurs et éditeurs suivants qui ont bien voulu nous permettre de reproduire dessins et photographies : Pr. Ch. BOCQUET et les *Archives de Zoologie expérimentale et générale* (Paris); Dr. K. BOTTFER (Kiel); Prof. R. CODREANU (Bucarest); Dr. R.W. CROSSKEY (London); Dr. R. DESCHIENS et le *Bulletin de la Société de Pathologie exotique* (Paris); Dr. C.G. GOODCHILD (Atlanta); Dr. P. GRENIER (Paris); GUSTAV FISCHER VERLAG JENA et le *Zoologische Jahrbucher Abteilung für Systematik* (Berlin); Dr. I. INOUE (Tokyo); Dr. S. KAMEGAI et le *Meguro Parasitological Museum News* (Tokyo); Dr. J.F. MUELLER et le *Journal of Parasitology* (Lawrence); Dr. S.S. ROBACK (Philadelphia); Dr. E.S. SCHEWE et le *Journal of Morphology* (Philadelphia); Pr. J. WEISER (Prague); Dr. H.C. WHISLER (Seattle); et Dr. C.R. WYTTENBACH et le *University of Kansas Science Bulletin* (Lawrence).

BIBLIOGRAPHIE

- AMEEL, D.J. (1959). The life history of *Crepidostomum cornutum* (OSBORN). *J. Parasitol.* **23** : 218-30.
 ARVY, L. (1963). Données sur le parasitisme protélien de *Nectonema* (Nématomorphe) chez les Crustacés. *Ann. Parasitol.* **38** : 887-92.

- ARVY, L. et B. DELAGE. (1966). Infestation massive des *Ephemera vulgata* du Manaurie (près les Eyzies) par *Spirinella adipophila* (Protozoa). *Ann. Parasitol.* **41** : 213-6.
- , (1973). Permanence de l'infestation des *Ephemera vulgata* des Eyzies par *Spirinella adipophila*. — *cette conf.*, p. 216-22.
- BADER, C. (1938). Beitrag zur Kenntnis der Verdauungsvorgänge bei Hydracarinen. *Rev. Suisse Zool.* **45** : 721-806.
- BEALES, D.S. et H. HENSON. (1956). The larval stages of *Hydrobaenus ephemeræ* (KIEF.) (Diptera, Chironomidae). *Proc. Leeds Phil. Lit. Soc. Sci. Sect.* **6** : 317-24.
- BERNER, L. (1954). Phoretic association between a species of *Simulium* and a mayfly nymph with a description of the nymph. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, ser. 12, **7** : 116-21.
- BEIGEL, M. (1954). Beitrag zur Peritrichenfauna der Umgebung Erlangens. *Arch. Protistenk.* **100** : 153-82.
- BITTNER, H. et C.E.W. SPREHN. (1928). Trematodes. Saugwürmer, IN : SCHULZE, *Biologie der Tiere Deutschlands* **27**(5), 133 pp.
- BOBYLEVA, N.N. (1963). [Recherches histo-chimiques sur les différents stades du cycle vital de la grégarine *Enterozystis ensis*, vivant dans les larves des Éphéméroptères du genre *Cloeon*.] (en russe) *Inst. Citol. Sbor. Rab. U.R.S.S.* **3** : 35-43.
- BORGSTEEDE, F.H.M., C. DAVIDS et P.J. DUFFELS. (1969). The life history of *Schistogonimus rarus* (BRAUN, 1901) LÜHE, 1909 (Trematoda : Prosthogonimidae). *Proc. Koninkl. Nederl. Akad. Wetn.* **72** : 28-32.
- BÖTTGER, K. (1962). Zur Biologie und Ethologie der einheimischen Wassermilben *Arrenurus* (*Magaluracarus*) *globator* (MÜLL. 1776), *Piona nodata nodata* (MÜLL. 1776) und *Eylais infundibulifera meridionalis* (THON 1899) (Hydrachnellae, Acari). *Zool. Jahrb. Abt. Syst.* **89** : 501-84.
- , (1970). Die Ernährungsweise der Wassermilben (Hydrachnellae, Acari). *Int. Rev. Ges. Hydrobiol.* **55** : 895-912.
- BRAUN, M. (1879). Trematodes, IN : BRONN, *Klassen und Ordnungen des Thierreichs* **4**(1a), pp. 306-925.
- BROWN, F.J. (1926). Some British freshwater larval trematodes with contributions to their life histories. *Parasitology* **18** : 21-34.
- , (1927). On *Crepidostomum farionis* O.F. MÜLLER (= *Stephanophiala laureata* ZEDER), a distome parasite of the trout and grayling. I. The life history. *Parasitology* **19** : 86-99.
- BRUMPT, E. (1944). Recherches biologiques diverses concernant le cycle évolutif du trématode *Opisthioglyphe ranae* (Plagiorchiidae). *Ann. Parasitol.* **20** : 209-43.
- CARVALHO, J.D.M. (1942). Studies on some Gordiacea of North and South America. *J. Parasitol.* **28** : 213-21.
- CHENG, T.C. (1957). A study of the metacercaria of *Crepidostomum cornutum* (OSBORN) (Trematoda : Allocreadiida). *Proc. Helminth. Soc. Wash.* **24** : 107-9.
- CHOQUETTE, L.P.E. (1954). A note on the intermediate hosts of the trematode *Crepidostomum cooperi* HOPKINS, 1931, parasitic in speckled trout (*Salvelinus fontinalis* (MITCHELL) in some lakes and rivers of the Quebec Laurentide Park. *Can. J. Zool.* **32** : 375-7.
- , (1955). The life history of the nematode *Metabronema salvelini* (FUJITA, 1920) parasitic in the speckled trout, *Salvelinus fontinalis* (Mitchell), in Quebec. *Can. J. Zool.* **33** : 1-4.
- CIENKOWSKI, L. (1861). Über parasitische Sohläuge auf Crustaceen und einigen Insekten-larven (*Amoebidium parasiticum*). *Bot. Ztg.* **25** : 160-74.
- CLAASSEN, P.W. (1922). The larva of Chironomid (*Trissocladius equitans* n. sp.) which is parasitic upon a may-fly nymph (*Rhithrogena* sp.). *Kans. Univ. Sci. Bull.* **14** : 395-405.
- CODREANU, M. (1940). Sur quatre grégarines nouvelles du genre *Enterozystis*, parasites des Éphémères torrenticoles. *Arch. Zool. Exp. Gén. (Notes et Revue)* **81**(3) : 113-22.
- CODREANU, M. et R. CODREANU. (1961). Sur la structure bicellulaire des spores de *Telomyxa* cf. *glugeiformis* LÉGER et HESSE, 1910, parasite des nymphes d'*Ephemera* (France, Roumanie) et les nouveaux sous-ordres de Microsporidies, Monocytospora nov. et Polycytospora nov. *C. R. Acad. Sci.* **253** : 1613-5.
- CODREANU, R. (1925). (1925). Sur la larve d'un Chironomide ectoparasite des nymphes d'une Éphémérine. *C. R. Soc. Biol.* **93** : 731-2.

- , (1927a). Le cycle évolutif d'un chironomide à larve ectoparasite d'une nymphe d'Éphémère. *C. R. Soc. Biol.* **96** : 1433-4.
- , (1927b). Les conditions de la mue dans un cas de parasitisme d'une nymphe d'éphémère (*Rhithrogena* sp.) par une larve de Chironomide (*Trissocladius* sp.). *C. R. Soc. Biol.* **96** : 1435-6.
- , (1930a). Sur la phase interne du cycle évolutif de deux formes d'*Ophryoglena*, infusoires endoparasites des larves d'Éphémères. *C.R. Acad. Sci.* **190** : 1154-7.
- , (1930b). La nutrition et l'action sur l'hôte de *Symbiocladius rhithrogenae* chironomide à larve ectoparasite des nymphes d'Éphémères. *C. R. Acad. Sci.* **190** : 1462-4.
- , (1931). Sur l'évolution des *Endoblastidium*, nouveau genre de Protiste parasite, coelomique des larves d'Éphémères. *C. R. Acad. Sci.* **192** : 772-5.
- , (1934a). La présence d'*Ophryoglena* ciliés endoparasites chez les nymphes de l'Éphémère *Oligoneuria rhenana* IMHOFF en France. *Ann. Protistol.* **4** : 181-3.
- , (1934b). Rapports entre le développement de *Symbiocladius rhithrogenae*, Chironomide ectoparasite et la croissance de l'Éphémère-hôte. *C. R. Acad. Sci.* **199** : 100-2.
- , (1935). Néoplasie maligne dans l'hémocoèle des Éphémères sous l'action de *Symbiocladius rhithrogenae*, Chironomide ectoparasite. *C. R. Acad. Sci.* **201** : 102-4.
- , (1939). Recherches biologiques sur un Chironomide, *Symbiocladius rhithrogenae* (ŽAV.), ectoparasite «cancérogène» des Éphémères torrenticoles. *Arch. Zool. Exp. Gén.* **81** : 1-283.
- CODREANU, R. (1967). Sur une Microsporidie nouvelle hyperparasite d'une Grégarine du genre *Enterocystis* et le statut systématiques de la famille des Enterocystidae Margareta CODREANU, 1940, propres aux Éphémères. *Prostitologica* **3** : 351-2.
- COOPER, A.R. (1915). Trematodes from marine and freshwater fishes, including one species of ectoparasitic turbellarian. *Trans. Roy. Soc. Can.*, ser. 3, **9** : 181-205.
- CORBET, P.S. (1960). A new species of *Afronurus* (Ephemeroptera) and its association with *Simulium* in Uganda. *Proc. Roy. Entomol. Soc. London* (B) **29** : 58-72.
- , (1961). The biological significance of the attachment of immature stages of *Simulium* to mayflies and crabs. *Bull. Entomol. Res.* **51** : 695-9.
- , (1962). A new species of *Afronurus* (Ephemeroptera) from Tanganyika and records of *Simulium* associated with *Afronurus* larvae. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, ser. 13, **4** : 573-6.
- CRAWFORD, W.W. (1939). Studies on the life history of Colorado trématodes. *J. Parasitol.* **25** (suppl.) : 26.
- , (1943). Colorado trematode studies I. A further contribution to the life history of *Crepidostomum farionis* (MÜLLER). *J. Parasitol.* **29** : 379-84.
- CROSSKEY, R.W. (1960). A taxonomic study of the African larvae of West African Simuliidae (Diptera : Nematocera) with comments on the morphology of the larval blackfly head. *Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.) Entomol.* **10** : 1-74.
- , (1965). The identification of African Simuliidae (Diptera) living in phoresis with nymphal Ephemeroptera, with special reference to *Simulium bernerii* FREEMAN. *Proc. Roy. Entomol. Soc. London* (A) **40** : 118-24.
- , (1969). A re-classification of the Simuliidae of Africa and its islands. *Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.) Entomol.*, ; *Suppl.* **14** : 1-194.
- DAWES, B. (1946). *The Trematoda with Special Reference to British and Other European Forms*. University Press, Cambridge. xvi+644 pp.
- DEBAISIEUX, P. (1919). Microsporidies parasites des larves de *Simulium*, *Thelohania varians*. *La Cellule* **30** : 47-79.
- DEBAISIEUX, P. et L. GASTALDI. (1919). Les microsporidies parasites de larves de *Simulium*. II. *La Cellule* **30** : 187-213.
- DEGRANGE, Ch. (1960). *Recherches sur la reproduction des Éphéméroptères*. Thèse Fac. Sci. Grenoble. 193 pp.
- DENIS, J.R., P. PARIS et M. PILLON. (1937). Note sur le *Polymitarcys virgo* OL., la manne blanche des riverains de la Saône. *Bull. Sci. Bourgogne* (1936), **6** : 99-104.
- DESPORTES, I. (1963). Quelques grégarines parasites d'Insectes aquatiques de France. *Ann. Parasitol.* **38** : 341-77.
- , (1964). Sur la présence d'*Enterocystis ensis* ZWETKOW (Eugregarina, Enterocystidae) chez un Éphéméroptère des Pyrénées-orientales. *Vie et Milieu, Suppl.* **17** : 103-6.

- , (1966). Révision des grégarines de la famille des Enterocystidae (Eugregarinidae) parasites des larves d'Éphéméroptères. *Parasitologica* **2** : 141-4.
- DOLLFUS, R.P. (1925). Distomiens parasites de Muridae du genre *Mus*. *Ann. Parasitol.* **3** : 185-205.
- DORIER, A. (1926a). Un chironomide (*Dactylocladius brevipalpis* GOETGHEBUER) larve commensale d'une nymphe d'éphéméride (*Rhithrogena semicolorata* CURT.). *Trav. Lab. Piscicult. Univ. Grenoble* **11** : 63-73.
- , (1926b). Sur commensalisme de la larve de *Dactylocladius brevipalpis* GOETGHEBUER (Chironomide). *C.R. Acad. Sci.* **183** : 809.
- , (1965). Classe des Gordiacés v. SIEBOLD 1943 (= Nematomorpha VEJDOVSKY 1886), IN GRASSÉ, *Traité de Zoologie* **4**(3) : 1201-22.
- DUBOSCQ, O., L. LÉGER et O. TUZET. (1948). Contribution à la connaissance des Eccrinides : les Trichomycètes. *Arch. Zool. Exp. Gén.* **86** : 29-144.
- DUFOUR, L. (1828). Note sur la grégarine nouveau genre de ver qui vit en troupeau dans les intestins de divers insectes. *Ann. Sci. Nat.* **13** : 366-7.
- EDWARDS, F.W. (1929). Some commensal midges. *Nat. Hist. Mag.* **2** : 92-6.
- ETGES, F.J. (1960). On the life history of *Prosthodendrium (Acanthatrium) anaplocami* n. sp. (Trematoda : Lecithodendriidae). *J. Parasitol.* **46** : 235-240.
- FOERSTER, H. (1938). Gregarinen in schlesischen Insekten. *Z. Parasitenk.* **10** : 157-209.
- FONTAINE, J. (1964). Commensalisme et parasitisme chez les larves d'Éphéméroptères. *Bull. Soc. Linn. Lyon* **33** : 163-74.
- FRANTZIUS, A. VON (1846). *Observationes quedam de Gregarinis*. Berlin.
- , (1848). Einige nachträgliche Bemerkungen über Gregarinen. *Arch. Naturgesch.* **14** : 188-97.
- FREEMAN, P. (1954). A new African species of *Simulium* (Diptera, Simuliidae) in phoretic association with may fly nymphs. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, ser. 12, **7** : 113-5.
- FREEMAN, P. et B. DE MEILLON. (1953). *Simuliidae of the Ethiopian Region*. Brit. Mus. Nat. Hist., London. 224 pp.
- GARKAVI, B. L. (1965). K biologii Nematody *Tetrameres fissispina* parazita domanshinkh utok. [Contribution to the biology of the nematoda *Tetrameres fissispina*, parasite of domestic ducks.] (en russe) *Helminthologia* **6**(1-4) : 61-3.
- GAUTHIER, M. (1936). Sur un nouvel entophyte du groupe des Harpellacées LÉG. et DUB., parasite des larves d'Éphémérides. *C.R. Acad. Sci.* **202** : 1096-8.
- , (1960). Un nouveau Trichomycète rameux, parasite des larves de *Baetis pumilis* (BURM.). *Trav. Lab. Hydrobiol. Piscicult. Univ. Grenoble* (1958-9) **50/51** : 225-7.
- GERMAIN, M., P. GRENIER et J. MOUCHET. (1966). Une simulie nouvelle du Cameroun occidental : *Simulium rickenbachi* n. sp. (Diptera : Simuliidae) *Bull. Soc. Path. Exot.* **59** : 133-44.
- GERMAIN, M. et P. GRENIER. (1967). Observations biologiques et écologiques sur l'association de *Simulium berneri kumboense* GRENIER, GERMAIN et MOUCHET 1965, avec *Elassoneuria* sp. (Ephemeroptera, Oligoneuriidae). *Cah. ORSTOM, Sér. Ent. Méd.* **5** : 71-92.
- GEUS, A. (1969). Sporentierchen, Sporozoa. Dei Gregarinida der land- und süßwasserbewohnenden Arthropoden Mitteleuropas, IN : DAHL et PEUS, *Die Tierwelt Deutschlands* **57**, 808 pp.
- GIARD, A. (1889). Sur quelques types remarquables de champignons entomophytes. *Bull. Biol. Fr. Belg.* **20** : 197-224.
- GILLIES, M.T. (1951). Association of a chironomid (Diptera) larva with *Ephemera danica* L. (Ephemeroptera). *Entomol. Month. Mag.* **87** : 200-1.
- GINETZINSKAYA, T.A. et G.A. SHTEIN. (1964). Ekologitsheskie okobennosti formirovaniya parazitofauni presnovodnikh bespozkhvotatshnik. [Ecological peculiarities in the formation of parasitofauna of freshwater invertebrates.] (en russe) *Cesk. Parasitol.* **11** : 151-7.
- GOLIKOVA, M.N. (1960). [Biology of some species of tapeworms in aquatic birds.] (en russe) *Dokl. Akad. Nauk SSR, Biol. Sci., Sec.* **131**(5) : 1222-4.
- GOODCHILD, C.G. (1948). Additional observations on the bionomics and life history of *Gorgoderia amplicava* LOOSS, 1899 (Trematoda : Gorgoderidae). *J. Parasitol.* **34** : 407-27.

- GRENIER, P. et J. MOUCHET. (1958). Premières captures au Cameroun, d'une *Simulia* du complexe *neavei* sur des crabes de rivières et de *Simulium bernerii* FREEMAN sur des larves d'Ephémères. Remarques sur la signification biologique de ces associations. *Bull. Soc. Path. Exot.* **51** : 968-80.
- GRENIER, P., M. GERMAIN et J. MOUCHET. (1965). Observations morphologiques et biologiques sur les stades pré-imaginaux d'une similie (*S. bernerii kumboense* n. sp.) associée aux larves d'*Elassoneuria* (Ephemeroptera : Oligoneuridae). *Bull. Soc. Path. Exot.* **58** : 276-91.
- GUSTAFSON, P.V. (1939). Life cycle studies on *Spinitectus gracilis* and *Rhabdochona* sp. (Nematoda : Thelaziidae). *J. Parasitol.* **25** (suppl.) : 12-3.
- , (1942). A peculiar larval development of *Rhabdochona* spp. (Nematoda : Spiruroidea). *J. Parasitol.* **28** (suppl.) : 30.
- HALL, J.E. (1959). Studies on the life history of *Mosesia chordeilesia* McMULLEN, 1936 (Trematoda : Lecithodendriida). *J. Parasitol.* **45** : 327-36.
- , (1960a). Studies on virgulate Xiphidiocercariae from Indiana and Michigan. *Amer. Midl. Natur.* **63** : 226-45.
- , (1960b). Some lecithodendrid metacercariae from Indiana and Michigan. *J. Parasitol.* **46** : 309-14.
- HALL, M.C. (1929). Arthropods as intermediate hosts of helminths. *Smithson. Misc. Collect.* **81**(15) : 1-75.
- HENRY, S.M., ed. (1967). *Symbiosis. Volume II*. Academic Press, London. 443 pp.
- HENSON, H. (1955). (1955). On *Hydrobaenus ephemerae* (KIEF.) Chironomidae : Diptera. *Entomologist* **88** : 131-6.
- , (1956). Phoresis and parasitism in Ephemeroptera and Diptera, a review. *Naturalist* **859** : 125-31.
- , (1957). The larvae, pupa and imago of *Hydrobaenus ephemerae* KIEF. (Chironomidae, Diptera). *Hydrobiologia* **9** : 25-37.
- HERMANN, J.F. (1804). *Mémoire Aptérologique*. Strasbourg, pp. 52-9.
- HESSE, E. (1903). Sur une microsporidie tétrasporée du genre *Gurleya*. *C.R. Soc. Biol.* **55** : 495-6.
- , (1905). Microsporidies nouvelles des insectes. *C.R. Assoc. Avan. Sci.* **33** : 917-9.
- HOPKINS, S.H. (1931a). Studies on *Crepidostomum*. I. *Crepidostomum isostomum* n. sp. *J. Parasitol.* **17** : 145-50.
- , (1931b). Studies on *Crepidostomum*. II. The *Crepidostomum laureatum* of A.R. COOPER. *J. Parasitol.* **18** : 79-91.
- , (1933). The morphology, life histories, and relationships of the papillose Allocreadiidae (trematodes) (preliminary report). *Zool. Anz.* **103** : 65-74.
- , (1934). The papillose Allocreadiidae. III. *Biol. Monogr.* **13** : 45-124.
- , (1935). The study of metacercariae as an approach to life history problems. *J. Parasitol.* **21** : 442.
- HUBAULT, E. (1927). Contributions à l'étude des Invertébrés torrenticoles. *Bull. Biol. Fr. Belg., Suppl.* **9** : 388.
- HUNTER, G.W. et R.V. BANGHAM. (1932). Studies on fish parasites of Lake Erie. I. New trematodes (Allocreadiidae). *Trans. Amer. Microsc. Soc.* **51** : 137-52.
- INOUE, I. (1960). Studies on the life history of *Chordodes japonensis* a species of Gordiacea. II. On the manner of entry into the aquatic insect larvae of *Chordodes* larvae. *Annot. Zool. Japon.* **33** : 132-41.
- , (1962). Studies on the life history of *Chordodes japonensis*, a species of Gordiacea. III. The mode of infection. *Annot. Zool. Japon.* **35** : 12-9.
- , (1967). [Mantis parasitized by *Chordodes japonensis* Inoue.] (en japonais) *Meguro Parasitol. Mus. News* **95**(3) : 1-3.
- JOHANNSEN, O. A. (1937). Aquatic Diptera. Part III. Chironomidae : Subfamilies Tanypodinae, Diamesinae, and Orthocladiinae. *Cornell Univ., Agr. Exp. Sta. Mem.* **205** : 1-84.
- JOYEUX, Ch. et J.G. BAER. (1927). Recherches sur le cycle évolutif du trématode *Opisthioglyphe rastellus* (OLSSON, 1876). *Bull. Biol. Fr. Belg.* **61** : 359-73.
- JOYEUX, Ch. et J. GAUD. (1945). Recherches helminthologiques marocaines. *Arch. Inst. Pasteur Maroc.* **3** : 111-43.
- JOYEUX, Ch., R. DU NOYER et J.G. BAER. (1930). L'activité génitale des métacercaires progénétiques. *Bull. Soc. Path. Exot.* **23** : 967-77.
- KIEFFER, J.J. (1925). Deux genres nouveaux et plusieurs espèces nouvelles du groupe des Orthocladiariae (Diptères, Chironomides). *Ann. Soc. Sci. Bruxelles, sér. 1*, **44** : 444-66.

- KOENIKE, F. (1909). Acarina, Milben. IN : BRAUER, *Die Süßwasserfauna Deutschlands* **12**, pp. 13-184.
- KOLLIKER, A. (1848). Beiträge zur Kenntnis niederer Thiere. *Z. Wiss. Zool.* **1** : 1-27.
- KOMIYA, Y. (1951). On the metacercaria from the body cavity of *Ephemera* sp., presumably a larval form of *Prosthogonimus* sp. *Japan Med. J.* **4** : 131-7.
- KOVALENKO, I.I. (1960). Ukrainski nauchno-issledovatel'ski institut eksperimentalnoi veterinarii, Kharkov, USSR. [A study of the life cycles of some helminths of domestic ducks raised on farms along the Asov Sea coast.] (en russe) *Dokl. Akad. Nauk SSSR* **133**(5) : 1259-61.
- KRULL, W.H. (1934). A note on the life history of a trematode, *Eustomes chelydrae* MACCALLUM, 1921. *J. Parasitol.* **20** : 326-7.
- , (1937). Observations on the life history of *Eustomes chelydrae* MACCALLUM, 1921 (Trematoda : Plagiorchiidae). *Proc. Helminth. Soc. Wash.* **4** : 75-8.
- KUDO, R. (1921). Studies on microsporidia with special reference to those parasitic in mosquitos. *J. Morphol.* **35** : 153-93.
- , (1923). Microsporidian parasites of ephemerid nymphs. *J. Parasitol.* **10** : 22-4.
- LABBÉ, A. (1899). Sporozoa, IN : *Das Tierreich.* **5**, 180 pp.
- LANDA, V. (1969). *Fauna CSSR svazk 18 Jepice-Ephemeroptera.* Cesk. Akad. Ved, Praha. 347 pp.
- LEBERT, H. (1879). Les Hydracnides du Léman. *Bull. Soc. Vaudoise Sci. Nat.* **16** : 327-77.
- LÉGER, L. (1926a). Une microsporidie nouvelle à sporontes épineux. *C.R. Acad. Sci.* **182** : 737-9.
- , (1926b). Sur «*Trichodubosquia epeori*» LÉGER, microsporidie parasite des larves d'Éphémérides. *Trav. Lab. Hydrobiol. Piscicult. Grenoble* **18** : 1-6.
- LÉGER, L. et O. DUBOSCQ (1929). L'évolution des *Paramoebidium*, nouveau genre d'Éccrinides parasites des larves aquatiques d'Insectes. *C.R. Acad. Sci.* **189** : 75-7.
- LÉGER, L. et M. GAUTHIER. (1932). Endomycètes nouveaux des larves aquatiques d'Insectes. *C. R. Acad. Sci.* **194** : 2262-5.
- , (1935). La spore des Harpellacées (LÉGER et DUBOSCQ), champignons parasites des Insectes. *C.R. Acad. Sci.* **200** : 1458-60.
- , (1937). *Graminella bulbosa*, nouveau genre d'Entophyte parasite des larves d'Éphémérides du genre *Bactis*. *C. R. Acad. Sci.* **202** : 27-9.
- LÉGER, L. et E. HESSE. (1910). Cnidosporidies des larves d'éphémères. *C. R. Acad. Sci.* **150** : 411-4.
- LEWIS, D.J. (1960). Observations on the *Simulium neavei* complex at Amani in Tanganyika. *Bull. Entomol. Res.* **51** : 95-113.
- , (1961). The *Simulium neavei* complex (Diptera, Simuliidae) in Nyasaland. *J. Anim. Ecol.* **30** : 303-10.
- LICHTENSTEIN, J.L. (1921). *Ophryoglena collini* n. sp., parasite coelomique des larves d'Éphémères. *C. R. Soc. Biol.* **85** : 694.
- LINSTOW, O.F.B. VON. (1879). Helminthologische Studien. *Arch. Naturgesch.* **1**(2) : 165-88.
- , (1887). Helminthologische Untersuchungen. *Zool. Jahrb. Abt. Syst.* **3** : 97-114.
- , (1891). Weitere Beobachtungen an *Gordius tolosanus* und *Mermis*. *Arch. Mikrosk. Anat.* **37** : 239-49.
- , (1892). Beobachtungen an Helminthenlarven. *Arch. Mikrosk. Anat.* **39** : 325-42.
- , (1893). Helminthologische Studien. *Z. Naturwiss.* **28** (N.F. 21) : 328-36.
- LINSTOW, O.F.B. VON. (1896). Helminthologische Mittheilungen. *Arch. Mikrosk. Anat.* **48** : 375-97.
- , (1909). Parasitische Nematoden, IN BRAUER, *Die Süßwasserfauna Deutschlands* **15**, pp. 47-83.
- LÜHE, M. (1909). Parasitische Plattwürmer. I. Trematoda. IN : BRAUER, *Die Süßwasserfauna Deutschlands* **17**, pp. 1-217.
- LUTZ, A. et A. SPLENDORE. (1908). Über Pebrine und verwandte Mikrosporidien Zweite Mitteilung. *Centr. Bakt.* **46** : 311-5.

- MACKINNON, D.L. et R.S.J. HAWES. (1961). *An Introduction to the Study of Protozoa*. Oxford Univ. Press, London. xviii + 506 pp.
- MACY, R.W. (1960). The life cycle of *Plagiorchis vespertilionis parorchis* n. ssp. (Trematoda: Plagiorchiidae). and observations on the effects of light on the emergence of the cercaria. *J. Parasitol.* **46** : 337-45.
- MACY, R.W. et D.J. MOORE. (1958). The life cycle of *Opisthioglyphe locellus* KOSSACK, 1910, with a redescription of the species. *Trans. Amer. Microsc. Soc.* **77** : 396-403.
- MAGUIRE, B. (1963). The passive dispersal of small aquatic organisms and their colonization of isolate bodies of water. *Ecol. Monogr.* **33** : 161-85.
- MANIER, J.F. (1950). Recherches sur les Trichomycètes. *Ann. Sci. Nat., Bot.*, 11 sér., **11** : 53-162.
- , (1962). Présence de Trichomycètes dans le rectum des larves d'éphémères des torrents du massif de Néouvielle (Hautes-Pyrénées). *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse* **97** : 241-54.
- , (1969). Trichomycètes de France. *Ann. Sci. Nat., Bot.*, 12 sér. **10** : 519-650.
- MANIER, J.F. et R.W. LICHTWARDT. (1968). Révision de la systématique des Trichomycètes. *Ann. Sci. Nat., Bot.*, 12 sér., **9** : 519-32.
- MARLIER, G. (1950). Sur deux larves de *Simulium* commensales de nymphes d'Éphémères. *Rev. Zool. Bot. Afr.* **43** : 134-5.
- MATTHES, D. (1950). Beitrag zur Peritrichenfauna der Umgebung Erlangens. *Zool. Jahrb. Abt. Syst.* **79** : 437-48.
- MAYO, V. K. (1969). Nymphs of *Thraulodes speciosus* TRAVER with notes on a symbiotic chironomid (Ephemeroptera : Leptophlebiidae). *Pan-Pac. Entomol.* **45** : 103-12.
- McMULLEN, D.B. (1935a). The life cycle and a discussion of the systematics of the turtle trematode *Eustomes chelydrae*. *J. Parasitol.* **21** : 52-3.
- , (1935b). The life histories and classification of two allocreadid-like plagiorchids from fish, *Macroderoides typicus* (WINFIELD) and *Alloglossidium corti* (LAMONT). *J. Parasitol.* **21** : 369-80.
- , (1936). A note on the life cycle of *Mosesia chordesilesia* n. sp. (Lecithodendriidae). *J. Parasitol.* **22** : 295-8.
- , (1937a). An experimental infection of *Plagiorchis muris* in man. *J. Parasitol.* **23** : 113-5.
- , (1937b). The life histories of three trematodes, parasitic in birds and mammals, belonging to the genus *Plagiorchis*. *J. Parasitol.* **23** : 235-43.
- , (1937c). A discussion of the taxonomy of the family Plagiorchiidae LÜHE, 1901, and related trematodes. *J. Parasitol.* **23** : 244-58.
- , (1938). Notes on the morphology and life cycles of four North American cercariae, pp. 299-306, IN *Livro Jubilar L. Travassos*. Rio de Janeiro.
- MEISSNER, G. (1856). Beiträge zur Anatomie und physiologie der Gordiaceen. *Z. Wiss. Zool.* **7** : 131-7.
- MOTAS, C. (1925). Introduction à l'étude des Hydracariens. *Trav. Lab. Piscicult. Grenoble*, 47 pp.
- , (1928/1929). Contribution à la connaissance des Hydracariens français. *Trav. Lab. Piscicult. Grenoble* **20** (1928) : 49-164; **21**(1929) : 59-312.
- MÜNCHBERG, P. (1935). Zur Kenntnis der Odonatenparasiten, mit ganz besonderer Berücksichtigung der Ökologie der in Europa an Libellen schmarotzenden Wassermilbenlarven. *Arch. Hydrobiol.* **29** : 1-120.
- MURPHY, H.E. (1922). Notes on the biology of some of our North American species of may-flies. *Bull. Lloyd Libr.* **22**, Ent. Ser. 2 : 1-46.
- MUTKOWSKI, R.A. (1929). The ecology of trout streams in Yellowstone National Park. *Roosevelt Wild Life Ann.* **2** : 155-240.
- NEEDHAM, J.G., J.R. TRAVER et Y.-C. HSU. (1935). *The Biology of Mayflies with a Systematic Account of North American Species*. Comstock Publ. Co., Ithaca. xiv + 759 pp.
- NENNINGER, U. (1948). Die Peritrichen der Umgebung von Erlangen mit besonderer Berücksichtigung ihrer Wirtsspezifität. *Zool. Jahrb. Abt. Syst.* **77** : 169-266.
- NUTTALL, G.H.F. (1899). On the role of insects, arachnids, and myriapods as carriers in the spread of bacterial and parasitic diseases of man and animals. *Johns Hopkins Hosp. Rep.* **8** : 1-154.

- ODENING, K. (1959). Plathelminthenlarven aus ostthüringischen Wasserarthropoden. *Zbl. Bakt., Abt. I Orig.* **175** : 445-75.
- , (1969). Der Lebenszyklus von *Omphalometra flexuosa* (Trematoda : Plagiorchiata). *Zool. Anz.* **182** : 342-5.
- PAGAST, F. (1931). Chironomiden aus der Bodenfauna des Usma-Sees in Kurland. *Folia Zool. Hydrobiol.* **2** : 199-248.
- PALMER, C.M. (1959). Algae in water supplies. *U. S. Public Health Publ.* No. **657** : 50-3.
- PIERSIG, R. (1894). Über Hydrachniden. *Zool. Anz.* No. **443/4** : 107.
- , (1900). Deutschlands Hydrachniden. *Zoologica* **9** : 1-601.
- PIKE, A.W. (1967). Some stylet cercariae and a microphallid type in British fresh water molluscs. *Parasitology* **57** : 729-54.
- POISSON, R. (1931). A propos du cycle évolutif des *Amoebidium* (Ecorinideae Amoebidina). *C. R. Soc. Biol.* **106** : 354-8.
- RANSOM, B.H. (1921). Relation of insects to the parasitic worms of vertebrates pp. 50-96, IN PIERCE, W.D. *Sanitary Entomology*. Boston.
- RIBEIRO, S. (1926). A note on a simuliid larva found associated with a mayfly nymph. *J. Proc. Asiatic Soc. Bengal* **22** : 69-70.
- ROBACK, S.S. (1953). New records of *Symbiocladius equitans* (CLAASSEN) with some notes on the genus (Diptera : Tendipedidae). *Not. Natur.* **251** : 1-2.
- , (1965). A new subgenus and species of *Symbiocladius* from South America (Diptera : Tendipedidae). *Entomol. News* **76** : 113-22.
- , (1966). A new record of *Symbiocladius equitans* (CLAASSEN) (Diptera, Tendipedidae, Ortyocladinae). *Entomol. News* **77/9** : 254.
- RUBTZOVA, I.A. (1948). [Larves et nymphes de simules associées à des Ephémères.] (en russe) *Priroda* **10** : 77-80.
- SCHNEIDER, A. (1875). Contribution à l'histoire des Grégarines des invertébrés de Paris et de Roscoff. *Arch. Zool. Exp. Gén.* **4** : 493-604.
- , (1882). Seconde contribution à l'étude des Grégarines. *Arch. Zool. Exp. Gén.* **10** : 423-50.
- SCHOENEMUND, E. (1930). Eintagsfliegen oder Ephemeroptera, IN : DAHL, *Die Tierwelt Deutschlands* **19**, 106 pp.
- SEITNER, P.G. (1945). Studies on five new species of xiphidiocercariae of the virgula type. *J. Parasitol.* **31** : 272-281.
- SEURAT, L.G. (1916). Contributions à l'étude des formes larvaires des Nématodes parasites hétéroxènes. *Bull. Sci. Fr. Belg.* **49** : 297-377.
- SHAW, J.N. (1933). Some parasites of Oregon wild life. *J. Am. Vet. Med. Ass.* **83**, N.S. **36** : 599-603.
- SHEVCHENKO, N.N. (1962). [Larval helminths of aquatic insects from the Severskyi Donets River and associated ponds.] (en russe) *Dokl. Akad. Nauk SSR* **142** : 972-5.
- SHEIN, G.A. (1957). O gizzennom tsikle *Plagiorchis multiglandularis* SEMENOV, 1927 (Trematoda, Plagiorchiidae). [Lebenszyklus von *Plagiorchis multiglandularis* SEMENOV, 1927 (Trematoda, Plagiorchiidae).] (en russe) *Trudy Leningrad Obsh. Estestvois* **73**, Otdel. Zool., pp. 213-7.
- , (1959). [The life cycle and habitat conditions of the nematode *Rhabdochona denudata* (DUJARDIN, 1845).] (en russe) *Dokl. Akad. Nauk SSR, Biol. Sci. Sec.* **127** : 1320-2.
- , (1960). [Grégarines des Arthropodes aquatiques dans les lacs de Karélie.] (en russe) *Zool. Zh.* **39** : 1535-44.
- SIEBOLD, C.T. VON. (1844). Artikel Parasiten, IN WAGNER, *Handwörterbuch d. Physiol.* **2**, pp. 641-692.
- SINITZIN, D.F. (1905). [Matériaux pour servir à l'histoire naturelle des Trématodes. Les Distomides des Batraciens et des Poissons des Environs de Varsovie.] (en russe) Varsovie. 210 pp.
- SOMEREN, V.D. VAN et J.P. MCMAHON. (1950). Phoretic association between *Afronurus* and *Simulium* sp. and the discovery of the early stages of *Simulium nevei* on fresh-water crabs. *Nature* **166** : 350-1.
- SPEHN, C.E.W. (1930). Wichtige Helminthen einiger Laboratoriums—Tiere. Nematoda, Trematoda, Cestoda, Acanthocephala, Linguatulida, IN : JUNK, *Tabulae Biologicae, Suppl.* **2**, **6**, *Zool.*, pp. 244-76.

- ŠRÁMEK-HUŠEK, R. (1948). K poznání planktonů a epizoonů středočeských rybníků. *Zvlášť otise Časop. Nár. Mus. přírod.* **67** : 1954.
- STAFFORD, E.W. (1931). Platyhelminths in aquatic insects and crustacea. [Abstract] *J. Parasitol.* **18** : 131.
- STEFFAN, A.W. (1967). Ectosymbiosis in aquatic insects, pp. 207-89, IN HENRY, S.M., *Symbiosis. Volume II.* Academic Press, London. 443 pp.
- STEWART, K.W. et H.E. SCHLICHTING. (1966). Dispersal of algae and protozoa by selected aquatic insects. *J. Ecol.* **54** : 551-62.
- STEWART, K.W., L.E. MILLIGER et B.M. SOLON. (1970). Dispersal of algae, protozoans, and fungi by aquatic Hemiptera, Trichoptera and other aquatic insects. *Ann. Entomol. Soc. Amer.* **63** : 139-44.
- ŠULC, K. et J. ŽAVĚL. (1924). O epoikických a parazitických larvách Chironomidů. [Über epoikische und parasitische Chironomiden larven.] *Acta Soc. Sci. Nat. Morav.* **1** : 353-391.
- TANABÉ, H. (1922). [Contribution à l'étude du cycle évolutif des distomes hermaphrodites. Etude d'une nouvelle espèce, *Lepoderma muris* n. sp.] (en japonais) *Okayama Igakkai Zasshi*, **385** : 47-58.
- THEODORIDES, J. (1963). Sporozoaires et Cnidosporidies. *Vie et Milieu, Suppl.* **14** : 15.
- THIENEMANN, A. (1944). Bestimmungstabellen für die bis jetzt bekannten Larven und Puppen der Orthocladiinen (Diptera, Chironomidae). *Arch. Hydrobiol.* **39** : 551-64.
- (1954). *Chironomus* Leben, Verbreitung und wirtschaftliche Bedeutung der Chironomiden. *Binnengewasser* **20** : 834.
- TUZET, O. et J.-F. MANIER. (1950). Les Trichomycètes. Revision de leur diagnoses. Raisons qui nous font y joindre les Asellariées. *Ann. Sci. Nat., Zool.*, 11 sér., **12** : 15-21.
- (1951). Le cycle de l'*Amoebidium parasiticum* CIENK. Révision du genre *Amoebidium*. *Ann. Sci. Nat., Eool.*, 11 sér., **13** : 351-62.
- (1955). Sur deux nouvelles espèces de Génistellales, *Genistella rhithrogenae* n. sp. et *Genistella mailleti* n. sp., observées dans les larves de *Rhithrogena alpestris* EAT. et *Baetis biculatus* L., récoltées aux Eyzies (Dordogne). *Ann. Sci. Nat., Zool.*, 11 sér., **17** : 67-71.
- UCHIDA, T. (1931). Some ecological observations on water mites. *J. Fac. Sci. Hokkaido Univ.* (s. 6), *Zool.* **1** : 143-65.
- UÉNO, M. (1930). [May-fly nymph and chironomid larva.] (en japonais) *Trans. Kansai Entomol. Soc.* **1** : 46-8.
- VAN CLEAVE, H.J. et J.F. MUELLER. (1934). Parasites of Oneida Lake fishes — part III. A biological and ecological survey of the worm parasites. *Roosevelt Wild Life Ann.* **8** : 151-134.
- VAYSSIÈRE, A. (1882). *Recherches sur l'organisation des larves des Ephémérines.* Masson édit., Paris. 137 pp. *Ann. Sci. Nat., Zool.* 6 sér., **13** : 1-136.
- VIETS, K. (1953). Die Wassermilben von Sumatra, Java, Bali nach den Ergebnissen der deutschen Limnologischen Sunda-Expedition. *Arch. Hydrobiol., Suppl.* **13** : 595-738.
- VITZTHUM, H. (1943). Acarina, IN BRONN, *Klassen und Ordnungen des Tierreichs* **5(4/5)**, 1011 pp.
- WARD, H.B. (1918). Parasitic flatworms, pp. 506-52, IN WARD et WHIPPLE, *Fresh-water Biology.* John Wiley & Sons, New-York.
- WEISER, J. (1946). Studie o mikrosporidických z larev hmyzů našich vod. *Vest. Čsl. Zool. Spol.* **10** : 245-72.
- (1947). Tri novi cizopasnici larev jepic. *Vest. Čsl. Zool. Spol.* **11** : 297-303.
- (1956). Studie o mikrosporidických z larev hmyzů našich vod, II. *Čsl. Parasitol.* **3** : 193-220.
- (1961). Die Mikrosporidien als Parasiten der Insekten. *Monogr. Angew. Entomol.* **17** : 1-150.
- WENKE, T.L. (1968). Abundance of *Crepidostomum* and other intestinal helminths in fishes from pool 19, Mississippi River. *Iowa St. J. Sci.* **43** : 211-22.
- WESENBERG-LUND, C. (1943). *Biologie der Süßwasserinsekten.* Springer édit., Berlin. 682 pp.
- WHISLER, H.C. (1963). Observations on some new and unusual phycomyces. *Can. J. Bot.* **41** : 887-900.

- WHITE, D.A. (1966). A new host record for *Paragordius varius* (Nematomorpha). *Trans. Amer. Microsc. Soc.* **85** : 579.
- , (1969). The infection of immature aquatic insects by larval *Paragordius* (Nematomorpha). *Great Basin Natur.* **29** : 44.
- WU, K. (1938). Progenesis of *Phyllodistomum lesteri* sp. nov. (Trematoda : Gorgoderidae) in freshwater shrimps. *Parasitology* **30** : 4-19.
- YAMAGUTI, S. (1958). *Systema Helminthum. Vol. I. The Digentic Trematodes of Vertebrates*. Interscience Publ., New York. 979 pp.
- ŽAVĚL, J. (1924). *Phenocladius microcephalus* n. sp. mihi a *Ph. röhrogenerae* nihi, diagnosa larve a pup, systematicka příslušnost a oekologie. *Morav. Přírod., Spol.* **1** : 16-30.
- ZWETKOW, W.N. (1926). Eine neue gregarinengattung : *Enterocystis ensis* aus den larven einer Eintagsfliege. *Arch. Rus. Prot.* **5** : 45-55.