

## REMARQUES CRITIQUES SUR LES PARASITES ET LEURS EFFETS CHEZ LES ÉPHÉMÉROPTÈRES

RADU CODREANU et DOINA CODREANU-BALCESCU

*Laboratoire de Zoologie (Invertébrés), Institut des Sciences Biologiques,  
Splaiul Independenței 296, 777-48 Bucarest 17, Roumanie*

Les faits de parasitisme sont l'aboutissement d'une évolution d'autant plus reculée que les relations parasitaires sont plus spécialisées, c'est pourquoi des groupes anciens d'hôtes largement répandus en offrent des cas hautement significatifs. Tels sont les parasites des Polychètes ou des Crustacés dans le milieu marin et nous considérons au même titre ceux des Éphéméroptères, malgré les biocénoses plus simples des eaux courantes d'altitude où elles abondent. Le travail classique de VAYSSIÈRE (1882) donna un premier aperçu de la diversité morphologique de ces insectes à long développement larvaire aquatique et y consigna quelques parasites (p. 126). Mais c'est l'extension des recherches hydrobiologiques dans le monde entier qui a favorisé ultérieurement la connaissance de leur écologie et a graduellement relevé l'intérêt souvent exceptionnel de leurs parasites.

En Roumanie, la fondation de la Station Zoologique de Sinaïa (1922), due au prof. Andrei POPOVICI-BAZDOSANU, a amené la prospection faunistique des ruisseaux des Carpates Méridionales, particulièrement riches en Éphémères, et c'est ainsi que l'un de nous y aborda l'étude de leurs parasites, la première publication datant de plus d'un demi-siècle (R. CODREANU, 1925). Des préoccupations suivies dans le même domaine se rattachent à l'Institut de Zoologie et d'Hydrobiologie de Grenoble, où prof. L. LÉGER entraîna une série de collaborateurs de marque, E. HESSE, M. GAUTHIER, A. DORIER, O. DUBOSCQ, O. TUZET, à la découverte d'une multitude d'organismes variés infestant les Éphémères. Progressivement, des trouvailles semblables furent signalées dans tous les continents.

C'est pourquoi, la récente revue d'ARVY et PETERS (1973) dans les *Proceedings of the first International Conference on Ephemeroptera*, Tallahassee, 1970, rend bien service par la quantité de ses renseignements bibliographiques. Il nous a néanmoins semblé nécessaire d'y ajouter les données qui suivent, afin de mieux faire ressortir la signification parasitologique générale des résultats acquis chez les Éphémères et que ces auteurs ont trop eu tendance à confondre avec les "phorésies, biocénoses et thanatocénoses" selon le titre même de leur mise-au-point. Notre exposé va principalement porter sur les parasites d'Éphémères que nous avons nous-mêmes étudiés et nous aurons recours à la bibliographie surtout pour dégager la valeur des faits établis et corriger certaines interprétations erronées.

L'ordre énumératif adopté par ARVY et PETERS pour les Protistes inféodés aux Éphémères n'est pas suffisamment évident, car il reflète peu la succession systématique et ne tient pas assez compte du degré de leur localisation sur l'hôte. Par exemple, *Endoblastidium*, parasite hémocoelien est traité avant les Trichomycètes simplement épiphytes de la cuticule rectale. Ou bien, on ne voit pas pourquoi intercaler *Spiriopsis adipophila*, un *incertae sedis* à affinités fort obscures, entre des groupes zoologiques nettement définis comme les Grégarines intestinales et les Ciliés ovariovores du genre *Ophryoglena*.

## I. PROTOPHYTES, PHYCOMYCÈTES, CHYTRIDIOMYCÈTES

1. *Endoblastidium* R. CODREANU, 1931, ses affinités avec les Chytridiales et ses synonymies

Nous avons depuis longtemps fait connaître les *Endoblastidium*, qui forment des plasmodes plurinucléés se multipliant dans tous les espaces hémocoéliens au contact des nappes adipeuses, dont ils épuisent les réserves. Poursuivant une évolution synchrone, ils acquièrent une membrane, devenant des sporanges qui distendent l'éphémère-hôte et doivent être expulsés dans l'eau ambiante pour donner naissance à des flagellispores. L'infection est toujours mortelle et les sporanges dégèrent eux-mêmes si accidentellement ils ne parviennent pas à l'extérieur, car les flagellispores ne se différencient jamais complètement dans le corps des Éphémères.

Nous avons distingué les deux espèces suivantes:

1) *Endoblastidium caulleryi* R. CODREANU, 1931,

espèce-type du genre, parasite des nymphes de *Baetis rhodani* (PICTET) des ruisseaux de montagne du voisinage de la Station zoologique de Sinaïa, Roumanie. Sporangies ellipsoïdaux, longs de 30–50  $\mu$  à déhiscence par simple rupture méridienne, délivrant des flagellispores ovales de 4–5  $\mu$ , munis d'un unique flagelle postérieur et d'un corps achromatique réfringent, surmontant le noyau (fig. 1).

2) *E. legeri* R. CODREANU, 1931,

infestant les nymphes de *Rhithrogena semicolorata* (CURTIS) de la même provenance. Sporangies ovales de 20–25  $\mu$  de long, renfermant moins de noyaux que l'espèce précédente et pourvus latéralement d'un infundibulum cupuliforme de la membrane, se dévaginant en une sorte de goulot (fig. 2), pour laisser les flagellispores s'échapper dans l'eau.

Cette succession de stades: plasmodes, sporanges, flagellispores et leur structure rapprochent *Endoblastidium* R. CODREANU, 1931, des genres suivants, à parasitisme également cavitaire chez des insectes ou crustacés. Tels sont: *Coelomycidium simulii* DEBAISIEUX, 1919, largement répandu dans les larves de *Simulium*; *Blastulidium paedophthorum* Ch. PÉREZ, 1903, dont CHATTON (1908) a mis en évidence les flagellispores chez les Daphnies; *Callimastix cyclopis* WEISSENBERG, 1912, à zoospores pluriflagellés, dont l'étude a été reprise par VAVRA et JOYON (1966) dans des Copépodes d'eau douce. En raison de la présence des flagellispores, CHATTON (1908) avait déjà écarté tout lien de parenté avec les Haplosporidies, et indiqué pour ces parasites à sporanges isolés sans mycélium, des affinités avec les Chytridiales, tandis que VAVRA et JOYON rapportent aux Blastocladiacés les *Callimastix* des Cyclopidés.

Or WEISER (1947) décrit de l'hémocoèle et du tissu gras d'Éphémères de Tchécoslovaquie trois parasites qui se rattachent de toute évidence aux deux espèces d'*Endoblastidium* que nous avons publiées (R. CODREANU, 1931). Sans tenir compte de ce travail, il répartit à tort ses protistes dans les genres *Haplosporidium* CAULLERY et MESNIL, 1899 et *Coelomycidium* DEBAISIEUX, 1919, séparant entre deux règnes, animal et végétal, des formes indubitablement congénériques et ne s'apercevant pas que le parasite cavitaire d'un même hôte, *Cloeon rufulum*, ne saurait être à la fois *Haplosporidium bayeri* et *Coelomycidium ephemerae*.

N'ayant pas obtenu l'éclosion des flagellispores, qui ne se produit qu'à l'extérieur de l'hôte, WEISER n'est pas arrivé à comprendre le cycle de ces parasites, et il appelle "spores" tantôt des sporanges de 15–20  $\times$  10  $\mu$  à tubulure latérale (1947, p. 302 chez *Haplosporidium ecdyonuris*), tantôt des cellules-mères des flagellispores de 2  $\times$  1,5  $\mu$  (1947, p. 303 chez *Haplosporidium bayeri*).

Dans son *Atlas of Insect Diseases* (1969), WEISER continue ses errements car il transfère *Haplosporidium ecdyonuris* des larves d'*Ecdyonurus venosus* au chapitre des Mycoses (p. 21) sous le nom de *Polycaryum ecdyonuris*, alors qu'il inclut *Haplosporidium bayeri* parmi d'autres soi-disantes "Haplosporidies" d'insectes (p. 30), lesquelles sont par contre strictement limitées à l'intestin de leur hôte. WEISER ajoute à leur propos: "they are all intracellular, not able to grow out of tissues and they do not dissolve the tissues in infected insects" (p. 29), ce qui n'est certainement pas valable pour les endopara-

Ce dernier ne semble pas avoir une stricte spécificité parasitaire, étant connu chez *Oligoneuriella rhenana* (IMHOFF) et *Ephemerella vulgata* L. en France et chez *Ephemerella danica* MÜLLER en Roumanie et en Pologne. En Roumanie nous n'avons noté que des infestations sporadiques et discrètes, également mêlées à *Telomyxa glugeiformis*, en dehors de *Gurleya linearis* indiquée auparavant.

Quant aux affinités possibles de *Spiriopsis*, l'hypothèse sur sa nature mycétocite (ARVY, 1971) nous apparaît plus plausible que celle qui tend à y voir un organisme grégarinimorphe attaché aux Sporozoaires (ARVY, 1975).

## II. PROTOZOAIRES

### 1. — Grégarines: famille *Enterocystidae* MARGARETA CODREANU, 1940

Se ramenant jusqu'à présent à un seul genre, *Enterocystis* ZWETKOW, 1926, dont l'espèce-type est *E. ensis* ZWETKOW, 1926 de l'intestin des larves de *Caenis* sp. en URSS, l'ensemble de ces grégarines qui paraissent propres aux Ephémères méritent d'être érigées en une famille indépendante en raison de maints traits caractéristiques. Tout en étant intestinales, les *Enterocystidae* ont leur corps cellulaire du type monocystidé non divisé en protomérite et deutomérite, sauf parfois à un stade transitoire intra-épithélial du début. Celui-ci devient directement un sporadin libre dans la cavité digestive, sans passer par un céphalin fixé à l'aide d'un épimérite à la paroi de l'intestin. C'est ce qui a incité GRASSÉ (1953, p. 662) à les désigner comme des "Pseudomonocystidées d'Insectes", les véritables Monocystidées étant exclusivement coelomiques.

Il y a association précoce des jeunes sporadins vésiculeux en syzygies, qui poursuivent une longue phase trophique parallèlement au développement larvaire de l'éphémère-hôte et présentent un accroissement notable jusqu'à décupler leur taille, cependant qu'une morphogenèse inégale différencie les deux conjoints. Semblables au commencement, ils ne tardent pas à produire des expansions latérales plus ou moins marquées, qui modifient tantôt le primitive, tantôt le satellite, conférant à la syzygie une forme compliquée, caractéristique pour chaque espèce. L'un des gamontes est donc pourvu de caractères sexuels externes qui ne sont pas un effet phénotypique de position ou d'interaction, vu qu'ils apparaissent également chez les sporadins solitaires, ce qui indique bien leur déterminisme intrinsèque génotypique. D'après les données de CODREANU-BALCESCU (1973), l'absorption et le virage des colorants vitaux, indices d'une sexualisation cytoplasmique chez d'autres grégarines, suivent chez les *Enterocystis* étudiés un gradient antéro-postérieur, sans corrélation avec l'emplacement des caractères externes. Ceux-ci seraient-ils simplement la conséquence d'une nutrition surabondante, activant la croissance différentielle des deux partenaires de la syzygie, sans distinction de sexe?

L'homogénéité des espèces d'*Enterocystidae* nous empêche d'y admettre *Sphaerocystis hydrophili* FOERSTER, 1938, rapporté par BAUDOIN et MAILLARD (1972, p. 58) de l'intestin d'un coléoptère aquatique, *Hydrochara caraboides* L. en France. C'est à tort que cette grégarine ait été transférée dans le genre *Enterocystis*, car elle s'en écarte par plusieurs caractères tranchants: spores oviformes pourvues d'un ménisque polaire, au lieu d'être régulièrement ellipsoïdales comme dans les *Enterocystis*; trophozoïtes s'attachant au moyen de digitations apicales, inexistantes chez les Enterocystidées; syzygies aléatoires de type latéral et à partenaires simplement vésiculeux, alors qu'elles sont permanentes, précoces et douées d'expansions notables en fin de croissance chez les *Enterocystidae*.

ARVY et PETERS (1973, p. 279) attribuent "un certain cosmopolitisme" aux *Enterocystidae*, mais leur répartition chez des hôtes déterminés dans un même biotope nous portent à y voir une spécificité parasitaire assez stricte. Leur présence signalée jusqu'à présent en URSS, Roumanie et en France, nous fait supposer une extension géographique beaucoup plus large, ayant accompagné la diversification des éphémères-hôtes.

Par contre, les différents genres de la famille des *Gregarinidae* (*Gamocystis*, *Gregarina* etc.) cités de KÖLLIKER (1845) et FRANTZIUS (1848) à FOERSTER (1938) et GEUS (1969) dans l'intestin de toutes sortes d'éphémères nous semblent des déterminations bien douteuses, réclamant une révision attentive

de l'identité de ces parasites et de leurs hôtes. La coexistence parfois de deux types d'*Enterocystis*, tels *E. racovitzai* d'aspect nématode, recourbé sagittalement et à lobes auriculaires discrets, et *E. fungoides* du type aplati, comme il arrive chez *Baetis vernus* et *B. rhodani*, aurait facilement pu suggérer aux anciens auteurs des affinités fallacieuses avec certains genres de *Gregarinidae*. La connaissance du mode de déhiscence des kystes et de la structure des spores permettrait de trancher la question. En vue d'obtenir ces stades terminaux du cycle, rappelons que l'enkystement des *Enterocystidae* est corrélatif à la métamorphose des Ephémères et que la maturation des spores a lieu après l'expulsion des kystes avec la dernière membrane péritrophique dans l'eau ambiante.

Sur l'ultrastructure des *Enterocystis*, citons les travaux de DESPORTES (1974) et CODREANU-BALCESCU (1976). Cette dernière a mis en évidence le rôle des dictyosomes golgiens dans l'élaboration des réserves de paraglycogène, attribuée jusqu'à présent aux ribosomes et à l'ergastoplasme. L'application de la technique de THIÉRY (1967) permet de suivre les phases successives de la biosynthèse des grosses sphérules glycogéniques à partir de corpuscules granulaires, qui prennent naissance sur les saccules golgiens.

*Enterocystis rhithrogenae* M. CODREANU, 1940 est susceptible d'être à son tour infestée par une Microsporidie, *Pleistophora hyperparasitica* R. CODREANU, 1967, dont il sera question plus loin. Relevons ici qu'un tel cas d'hyperparasitisme est exceptionnel chez les grégarines d'animaux d'eau douce, étant plus fréquent chez celles d'invertébrés marins (VIVIER, 1975).

## 2. — Microsporidies

Parasites intracellulaires strictement spécifiques, manifestant en général une électivité tissulaire et un pouvoir de prolifération aboutissant à l'envahissement de l'hôte et à la suppression de sa métamorphose, les Microsporidies des Éphémères offrent des caractères remarquables par rapport à l'ensemble du groupe. Il s'agit soit de types de structure tout à fait particuliers, soit d'intenses réactions tissulaires de leurs hôtes. LÉGER et HESSE (1910, 1926) en firent les premières découvertes et après KUDO (1924), nous devons à WEISER (1961, p. 41-72) un relevé de la majorité des espèces actuellement connues, qui sont également citées par ARVY et PETERS (1973, p. 266-274) avec cependant certains détails cyto-logiques périmés, découlant des anciennes idées sur la structure de la spore.

En effet, LÉGER et HESSE (1916) croyaient à une pluralité des noyaux dans la spore des Microsporidies, qui à l'instar de celle des Myxosporidies, posséderait des noyaux valvaires et une capsule polaire, la vacuole basale étant "la chambre du germe". L'usage de la réaction nucléaire de Feulgen (JIROVEC, 1932, 1936; CODREANU, 1957, 1961) a démontré le caractère unicellulaire des spores de Microsporidies et dernièrement, la microscopie électronique en a définitivement précisé les constituants, qui sont des différenciations d'un sporoblaste unique.

Une révision de toutes les Microsporidies décrites chez les Ephémères serait bien nécessaire car il est fort improbable par exemple, qu'une même espèce, *Nosema baetis* KUDO, 1921, puisse infester, outre son hôte originel, un *Baetis* de l'Illinois, USA, cinq éphémères très différentes de Tchécoslovaquie, appartenant aux genres *Cloeon*, *Caenis*, *Centroptilum* et *Ecdyonurus* d'après WEISER (1961, p. 45). Nous nous bornerons à commenter ici les résultats relatifs aux Microsporidies caractéristiques de certaines Ephémères.

### 1) Microsporidies d'*Ephemera danica* MÜLLER

Cette éphémère à larves fouisseuses des ruisseaux d'altitude présente des microsporidies localisées dans l'intestin et le tissu adipeux, dont trois ont d'abord été décrites chez *E. vulgata* L.

#### 1° *Tuzetia schneideri* (LÉGER et HESSE, 1910)

Sous le nom de *Nosema ephemeræ*  $\alpha$  et  $\beta$ , LUTZ et SPLENDRE (1908) signalent deux microsporidies intestinales des larves "d'*Ephemera*" du Brésil, qui risquent de rester des *nomen nudum*, vu l'insuffisance de la détermination de l'hôte et des parasites. WEISER (1961, p. 44) est loin d'éclaircir les rapports

possibles entre ces deux microsporidies et *Nosema schneideri* LÉGER et HESSE. Alors que *N. ephemerae* forme  $\beta$  s'en distinguerait selon le texte originel de LUTZ et SPLENDRE, justement par la formation de kystes avec un nombre variable de spores (voir aussi KUDO, 1924, p. 87), il écrit: "Sie bildet keine Zysten" et cette confusion est reprise par ARVY et PETERS (1973, p. 268). D'autre part, tout en indiquant *N. ephemerae* forme  $\alpha$  comme synonyme de *N. schneideri*, il ajoute: "Diese Infektion wurde von LUTZ und SPLENDRE irrtümlich mit *N. ephemerae* gleichgesetzt", oubliant que ces auteurs ne pouvaient pas connaître la description de *N. schneideri*, parue deux ans après (1910) leur publication (1908).

*Nosema schneideri* Léger et Hesse fut transférée dans le genre *Tuzetia* par MAURAND (1973, p. 110, 118) uniquement d'après les caractères ultrastructuraux (pl. X, fig. 59; pl. XIX, fig. 92) d'une microsporidie intestinale d'une autre éphémère, *Baetis rhodani* (PICTET). Cette dernière, nous la connaissons depuis longtemps de Roumanie, mais l'on ne saurait l'assimiler à l'espèce de LÉGER et HESSE, avant une étude soignée en microscopie électronique du parasite du tube digestif des *Ephemera* elles-mêmes. Puisque nous allons faire mention ci-après de plusieurs espèces de *Tuzetia* chez les Ephémères, il est plus probable que la microsporidie intestinale des *Baetis* soit spécifiquement distincte de *Tuzetia schneideri* et la décrivons plus loin.

### 2° *Stempellia mutabilis* LÉGER et HESSE, 1910

Sommairement décrite, sans aucune figure, cette microsporidie ne semble pas avoir été revue depuis la note préliminaire de LÉGER et HESSE (1910) et les quelques données qui y furent ajoutées d'après l'étude d'une seule *Ephemera danica* parasitée du Sud-Est de Bordeaux (CODREANU, 1968) diffèrent en plusieurs points de la diagnose initiale. Le nombre de spores par pansporoblaste s'élève jusqu'à 12-16 et s'il apparaît en raison inverse de la taille sporale, généralement de  $3\mu$ , mais augmentant à  $4-5\mu$  dans les sporontes tétrasporés et même à  $6-7\mu$  dans les sporantes disporés, c'est que les macrospores sont à regarder comme polyploïdes par rapport à celles groupées par 8 ou plus, (CODREANU, 1957 à propos d'autres microsporidies). Le tissu adipeux envahi renferme peu de kystes réactionnels, qui abondent en revanche dans l'infection d'une autre espèce de *Stempellia* chez une éphémère différente, indiquée plus loin (p. 231).

Une certaine variabilité numérique des spores dans les pansporoblastes est assez fréquente chez les Microsporidies et doit être alliée à d'autres caractères pour bien définir les genres: la forme cylindrique des spores et leur état binucléé chez *Octosporea*, l'étui propre à chaque spore chez *Tuzetia* etc. L'étude en microscopie électronique de l'enveloppe et des sécrétions pansporoblastiques nous apparaît susceptible de fournir les critères d'une séparation valable entre *Stempellia* et *Thelohania*. En effet, il y a quatre espèces de *Thelohania* connues chez les Ephémères, dont deux, à savoir *Th. mutabilis* KUDO, 1923 et *Th. rhithrogenae* WEISER, 1946, présentent des sporontes à 8 et à 4 spores à la fois, ce qui les rapprocherait de *Stempellia*. Pendant l'impression de ce texte, DESPORTES (1976) vient de publier une étude ultrastructurale de *St. mutabilis* chez *Ephemera vulgata* L. de France, confirmant la diagnose de LÉGER et HESSE, d'après le dimorphisme des spores et les kystes réactionnels de l'hôte.

### 3° *Telomyxa glugeiformis* (LÉGER et HESSE, 1910) emend. CODREANU, 1961

Également parasite du corps gras, sa véritable structure a été méconnue jusqu'aux travaux de CODREANU d'après les matériaux de Roumanie (1961, 1963) et de France, en microscopie photonique et électronique (CODREANU et VAVRA, 1970). Sa dispersion géographique est plus vaste, car nous l'avons dernièrement observée dans des nymphes d'*Ephemera danica* des alentours de Cracovie, en Pologne.

En opposition avec toutes les Microsporidies connues, qui'ils réunissaient dans le sous-ordre *Monocnidea*, à spores munies d'une seule "capsule polaire", LÉGER et HESSE (1922) érigeaient *Telomyxa glugeiformis* en un second sous-ordre, *Dicnidea*, ses spores étant les seules à posséder "deux capsules polaires" comme certaines Myxosporidies. CODREANU modifia radicalement cette conception, révisant le genre *Telomyxa* et la famille des *Telomyxidae*, qui restent uniques dans l'ensemble des Microsporidies par l'absence de spores libérées isolément. En effet, on n'y trouve que des diplospores ellipsoïdales,



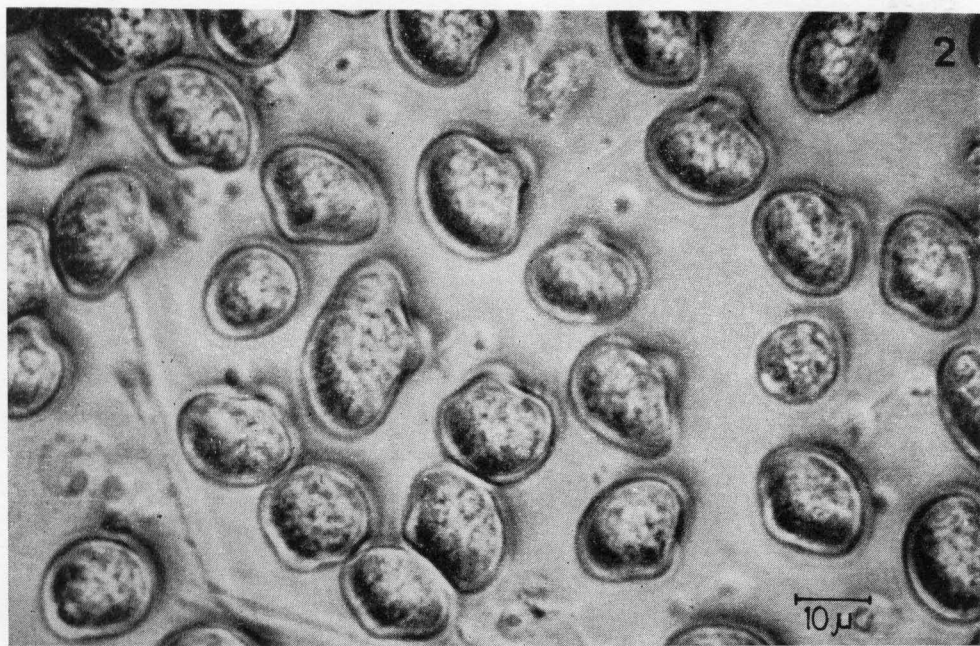
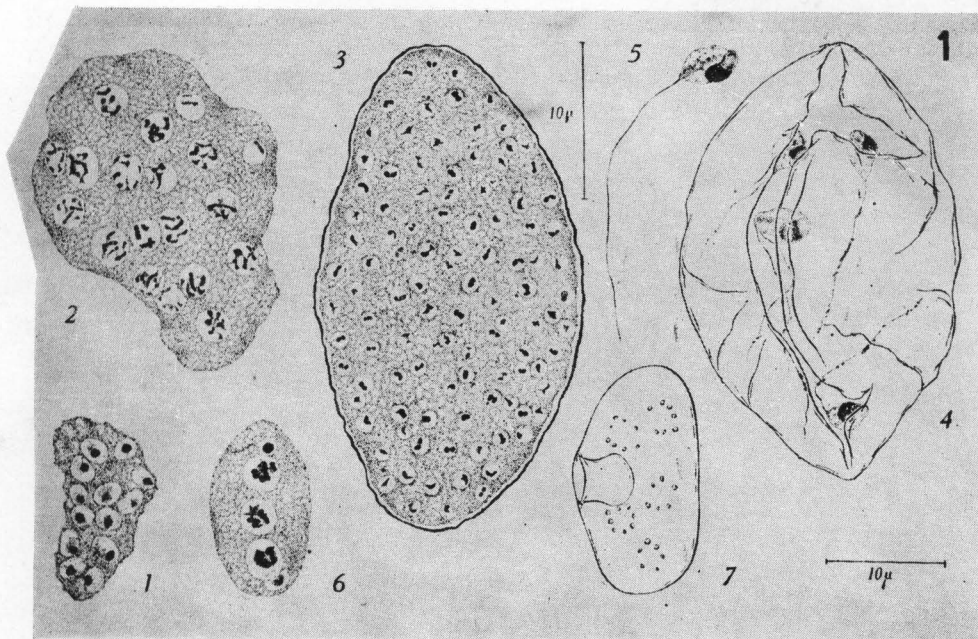


Fig. 1. Évolution des *Endoblastidium*. 1-5, *E. caulleryi* chez *Baetis rhodani*: 1-2, plasmodes; 3, sporange; 4-5, déhiscence d'un sporange et libération des flagellispores. 6-7, *E. legeri* chez *Rhithrogena semicolorata*: 6, plasmode; 7, sporange à sporoducte invaginé. 1-7,  $\times 1600$ , 5,  $\times 2100$  (d'après Codreanu, 1931)

Fig. 2. *Endoblastidium legeri* chez *Rh. semicolorata*: sporanges expulsés dans l'eau, avec leur sporoducte latéral, *in vivo*,  $\times 1000$

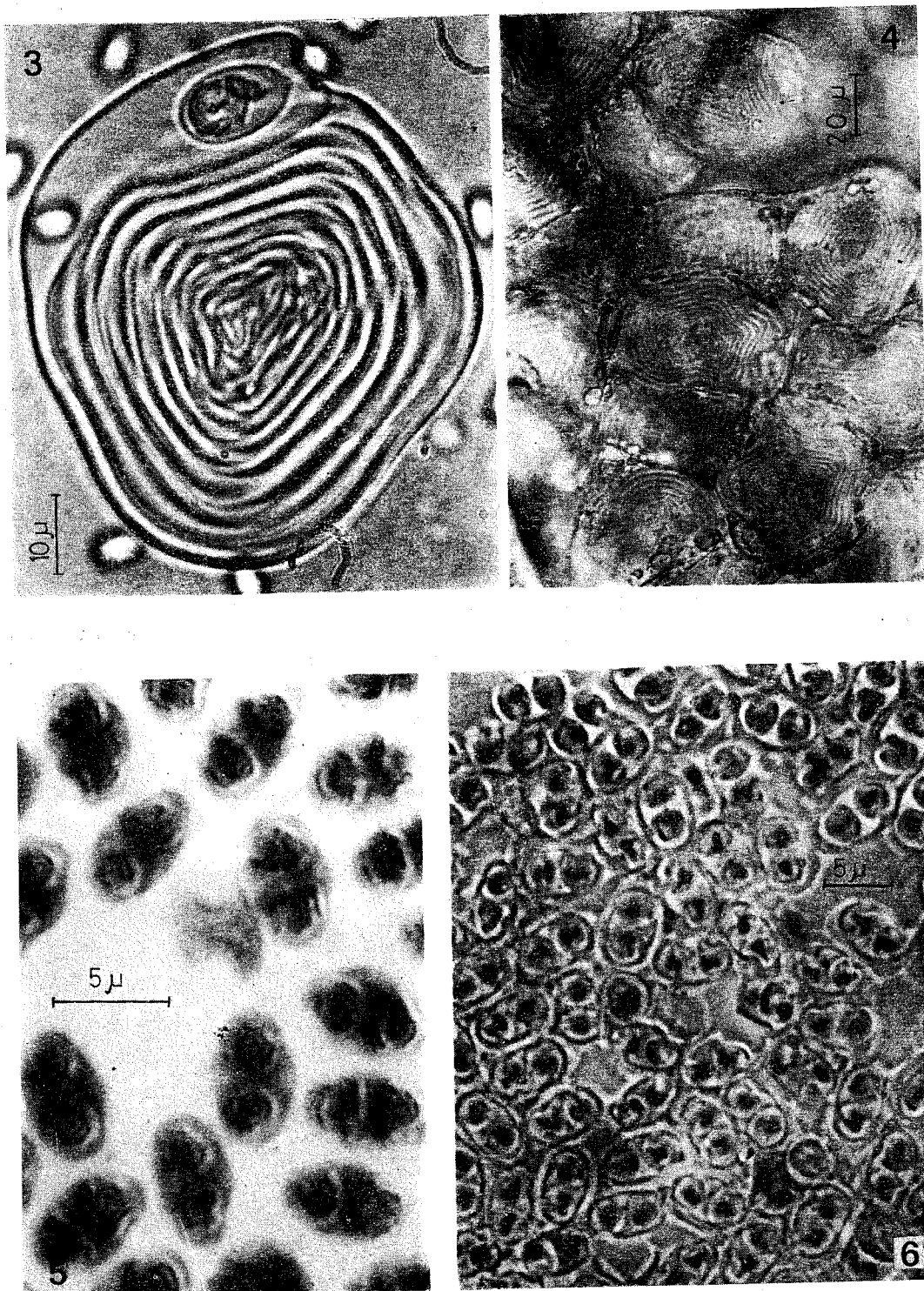


Fig. 3. *Spiroplasma adipophila* entouré de diplospores de *Telomyxa glugeiformis* chez *Ephemera danica*, environs de Cracovie; *in vivo*,  $\times 1200$

Fig. 4. *S. adipophila* dans un lambeau adipeux d'*E. danica*, Pologne; *in vivo*,  $\times 400$ .

Fig. 5-6. *Telomyxa glugeiformis* chez *E. danica* (Roumanie), diplospores en frottis. 5: après hydrolise à l'HCl et hématoxyline ferrique, montrant les spires du filament polaire dans chaque loge et l'anneau équatorial qui les réunit;  $\times 3500$ . 6: après la réaction nucléaire de Feulgen, chaque diplospore renferme 2 sporoplasmes uninucléés;  $\times 2000$

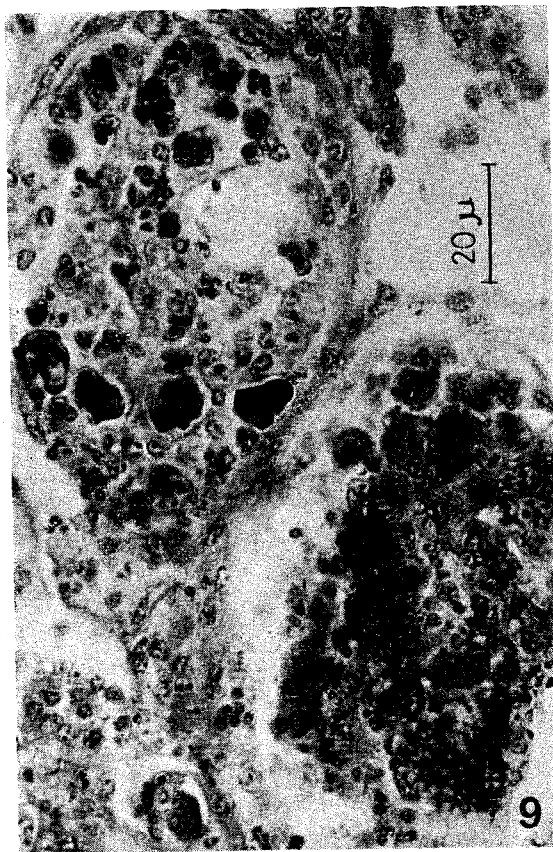
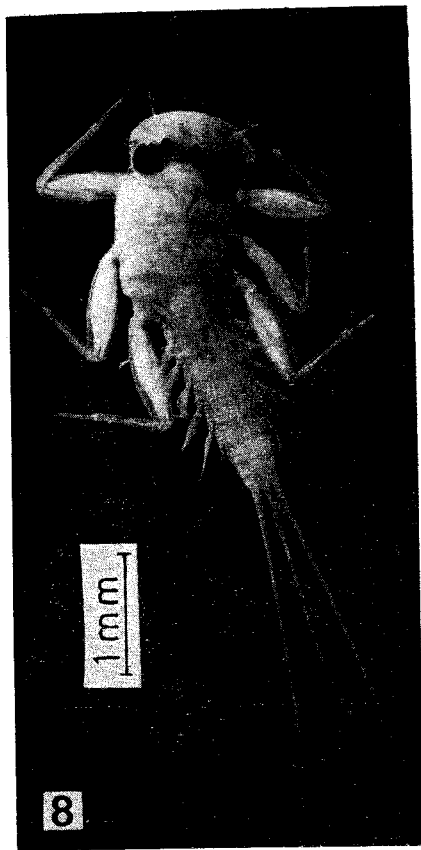
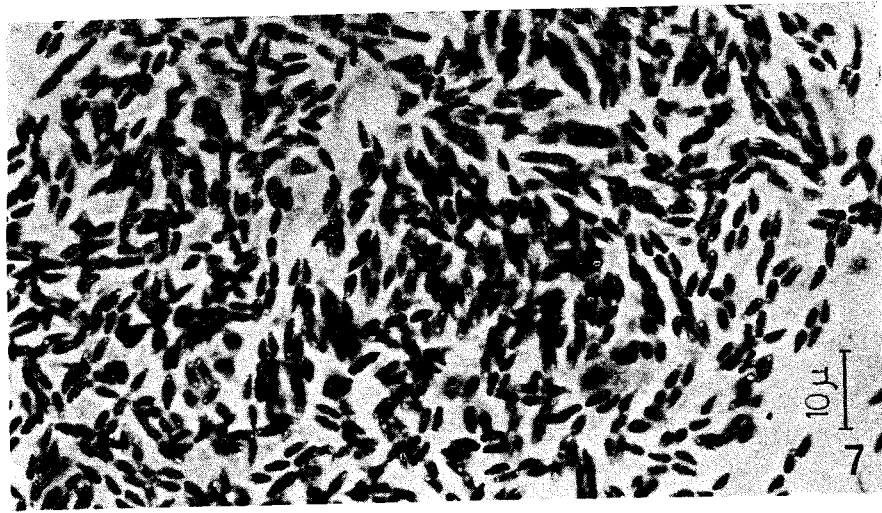


Fig. 7. *Gurleya linearis* chez *E. danica*, pansporoblastes tétrasporés allongés, frottis, hématoxyline ferrique,  $\times 1000$   
 Fig. 8-9. *Stempellia deformans* chez *Ecdyonurus lateralis*. 8: déformation du thorax de l'hôte, vue dorsale,  $\times 15$ . 9: tissu adipeux, infiltration leucocytaire produisant des capsules fibreuses autour des amas de spores dégénérées, coloration à l'Azan,  $\times 750$



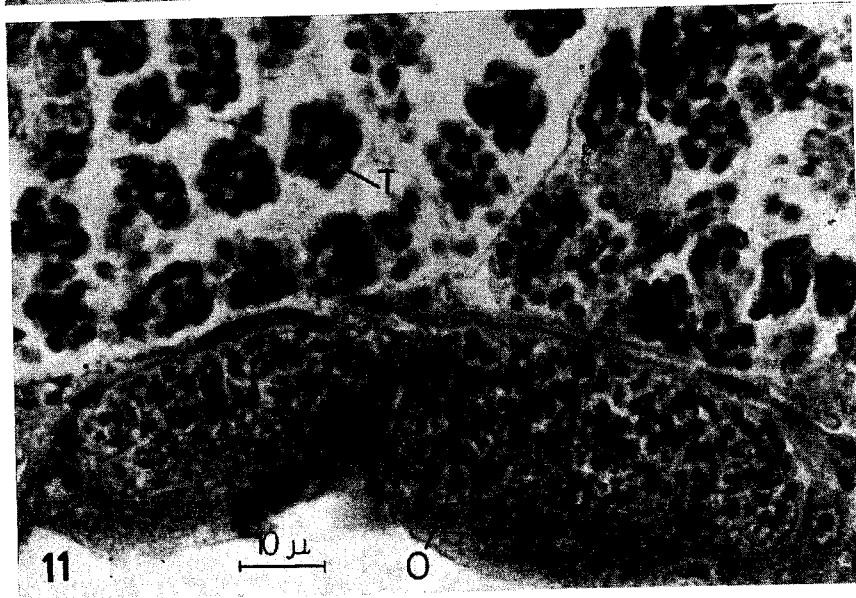
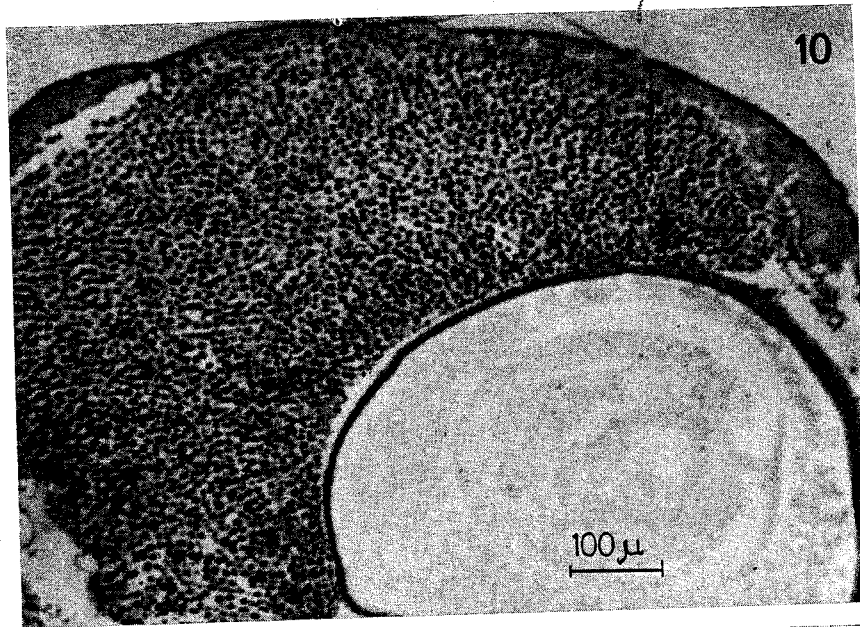


Fig. 10-11. *Trichoduboscqia epeori* chez *Rh. semicolorata*. 10: abdomen de l'hôte, coupe transversale montrant la localisation asymétrique de la microsporidie, hématoxyline ferrique,  $\times 120$ . 11. portion d'une coupe transversale de *Rh. semicolorata* avec des pansporoblastes de *Tr. epeori* (T) dans le corps gras et des amas de spores d'*Octosporea intestinalis* (O) dans le mésentéron, hématoxyline ferrique,  $\times 1100$

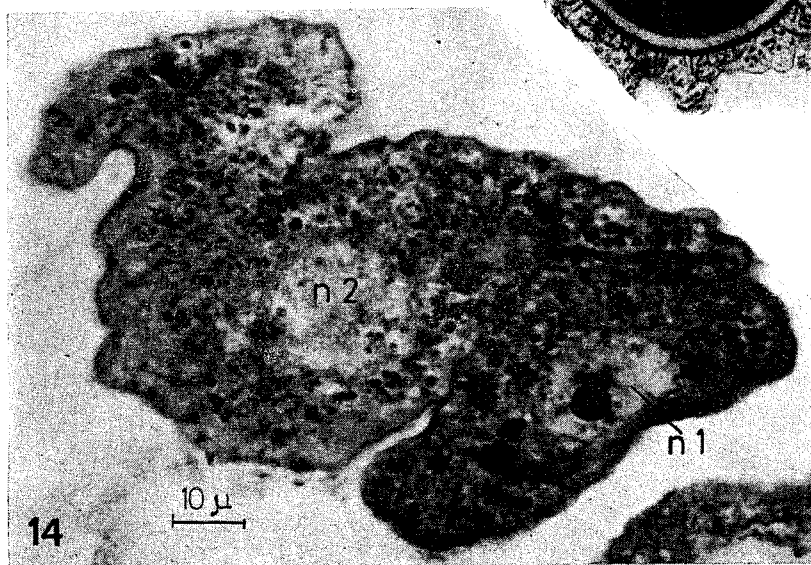
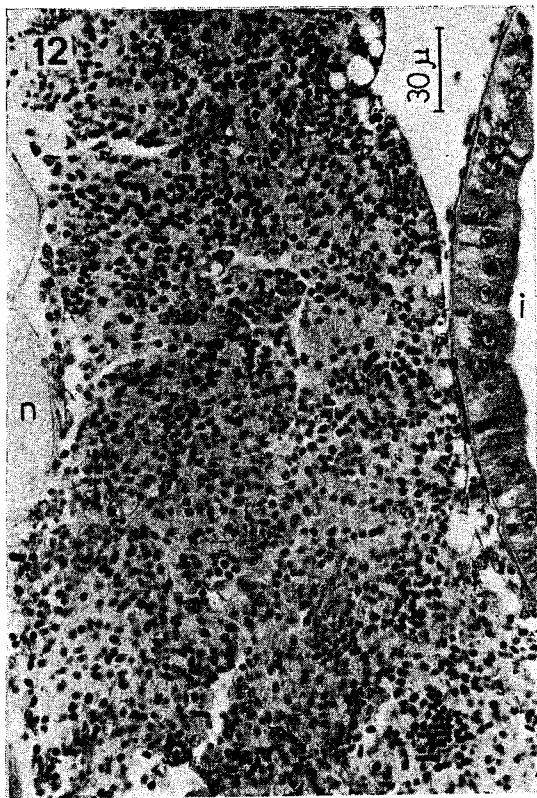


Fig. 12-13. *Tuzetia lipotropha* chez *Rh. semicolorata*. 12: spores agglomérées dans un lobe adipeux ventral, coupe transversale, hématoxyline ferrique (i: intestin; n: ganglions nerveux),  $\times 350$ . 13: ultrastructure d'une spore entourée de son étui de sécrétion caractéristique du genre *Tuzetia* et renfermant 15 spires du filament polaire, coupées transversalement,  $\times 23.000$

Fig. 14. *Pleistophora hyperparasitica* infestant une syzygie déformée d'*Enterocystis rhithrogenae* de l'intestin de *Rh. semicolorata* (n1, n2: noyaux des deux partenaires), hématoxyline ferrique,  $\times 900$

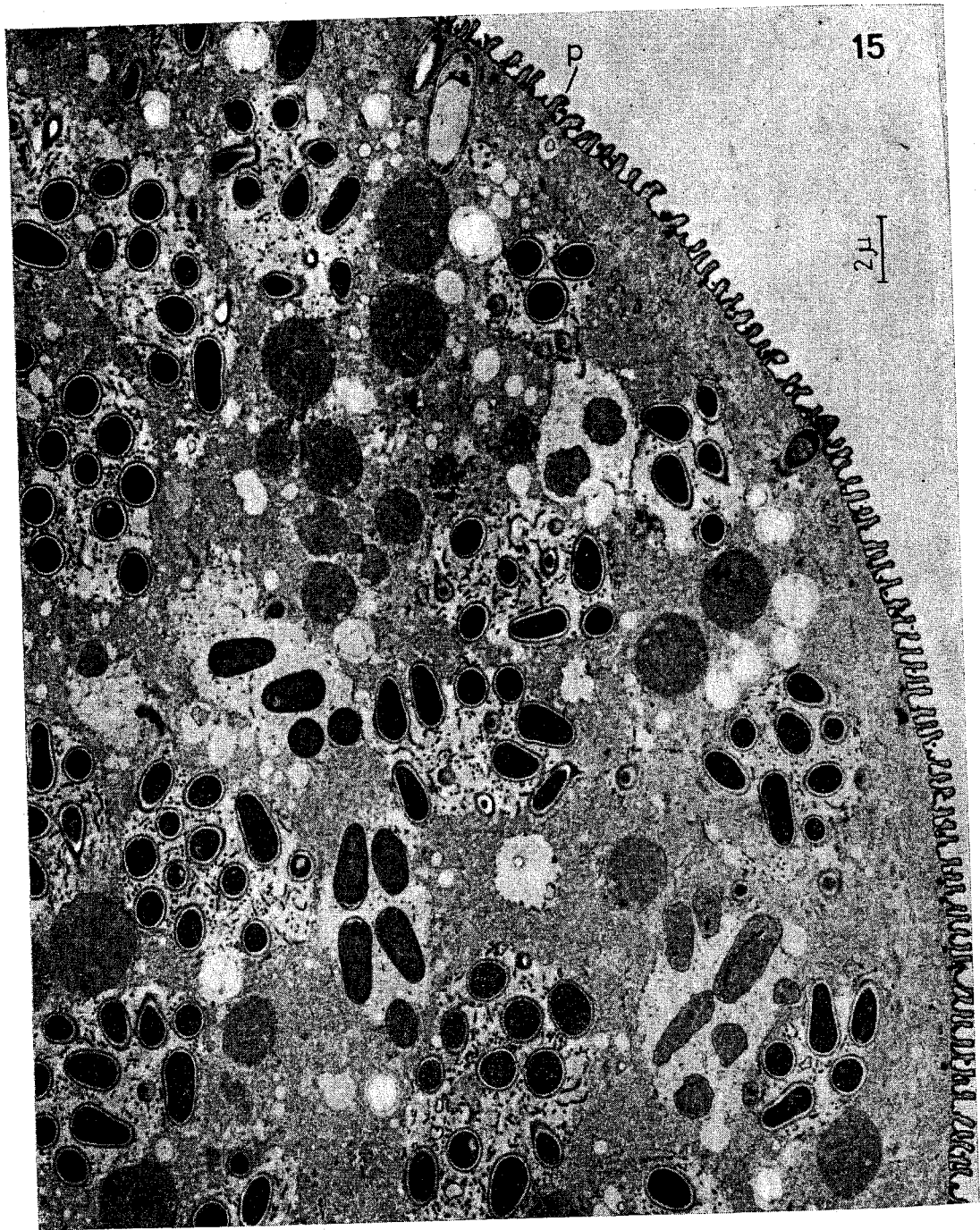
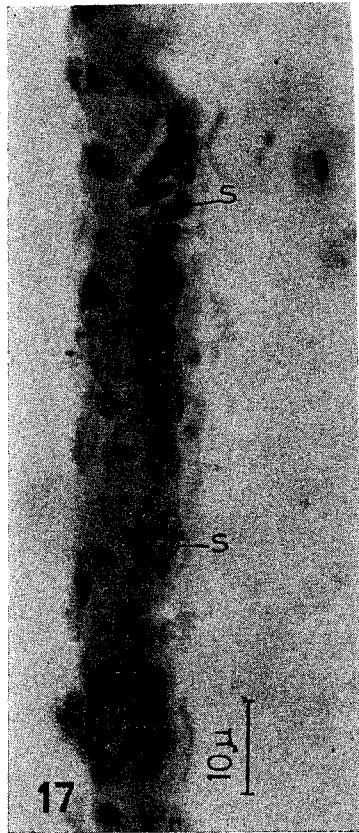
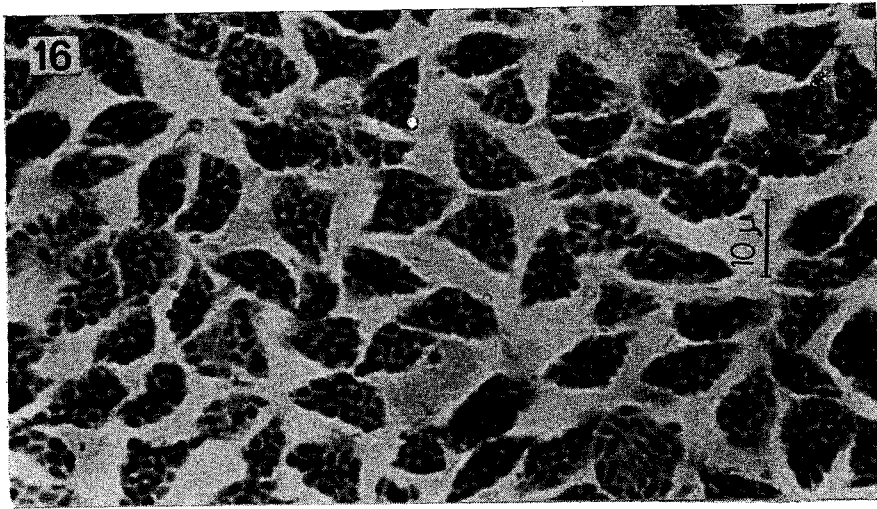


Fig. 15. Coupe ultrafine montrant les plis épicytaires (p) de la grégarine *Enterocystis rhithrogenae* et les groupements sporogoniques de la microsporidie *Pleistophora hyperparasitica* dans son cytoplasme vidé de réserves paraglycogéniques,  $\times 4300$





- Fig. 16. *Mitoplastophora angularis* chez *E. danica*, pansporoblastes à nombreuses spores, frottis, hématoxyline ferrique,  $\times 1050$
- Fig. 17. *Tuzetia entericola* chez *Rh. semicolorata*, spores dispersées(s) dans l'épithélium intestinal postérieur, coupe sagittale, hématoxyline ferrique,  $\times 1300$
- Fig. 18. *Octosporea hypertrophians* chez *Baetis vernus*, cellule adipeuse géante (n: noyau hypertrophié), bourrée de spores et détachée dans l'hémocoèle abdominal, coupe transversale, hématoxyline ferrique,  $\times 500$



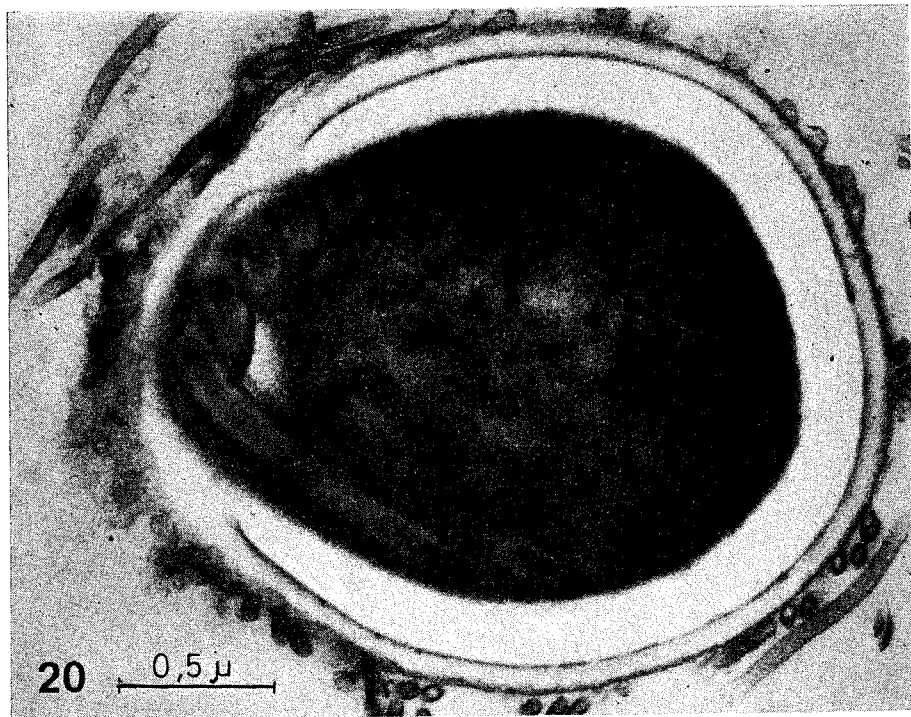
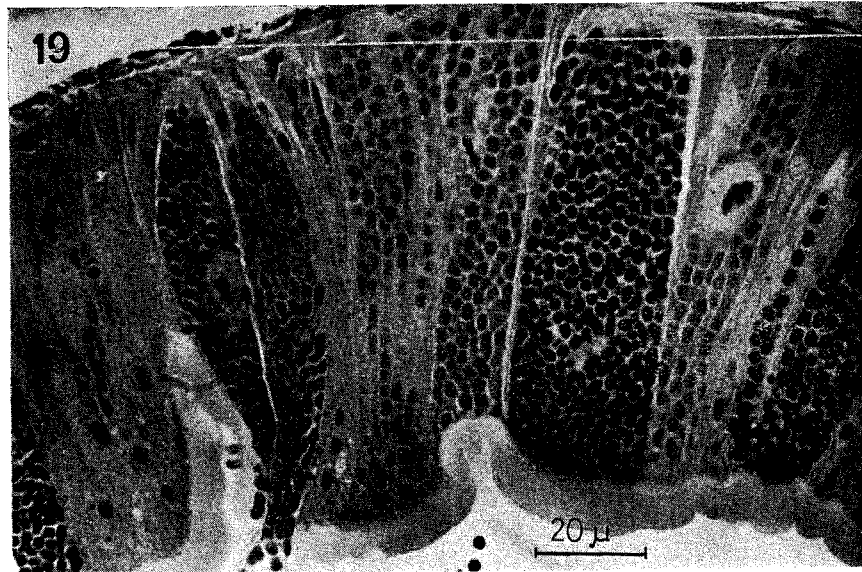


Fig. 19-20. *Tuzetia baeticida* chez *Baetis vernus*. 19: épithélium intestinal envahi, coupe transversale semi-fine, bleu Azur B,  $\times 700$ . 20: coupe tangentielle d'une spore en microscopie électronique, montrant 5 spires du filament polaire enroulé et le tréillis épisporal de tubules,  $\times 40.000$

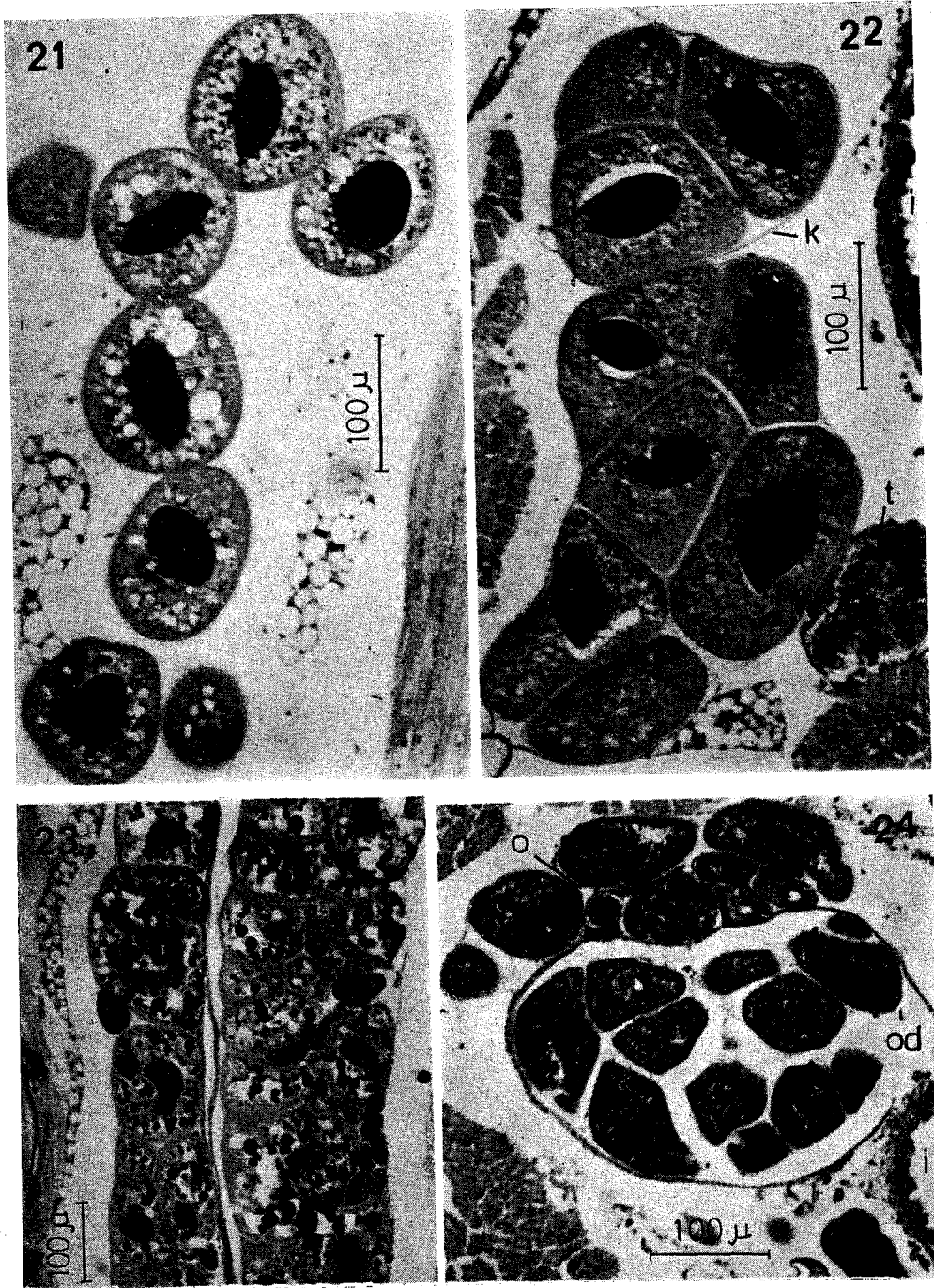


Fig. 21–22. Stades d'attente des *Ophryoglena* endoparasites d'Éphémères, hématoxyline ferrique. 21. *O. collini*, phorontes libres dans l'hémocoèle de *B. vernus*, coupe sagittale,  $\times 200$ . 22. *O. ovariovora*, paquets de ciliés enkystés dans l'hémocoèle de *Rh. semicolorata* (i: intestin; k: membrane kystique; t: testicule), coupe transversale,  $\times 200$

Fig. 23–24. Parasitisme intra-ovarien des *Ophryoglena*, hématoxyline ferrique. 23: *O. collini* entassées le long des ovaires de *B. vernus*, coupe frontale dorsale,  $\times 120$ . 24: *O. ovariovora*, agglomération dans l'ovaire et l'oviducte chez *Rh. semicolorata*, coupe transversale, (i: intestin; o: ovaire; od: oviducte),  $\times 170$

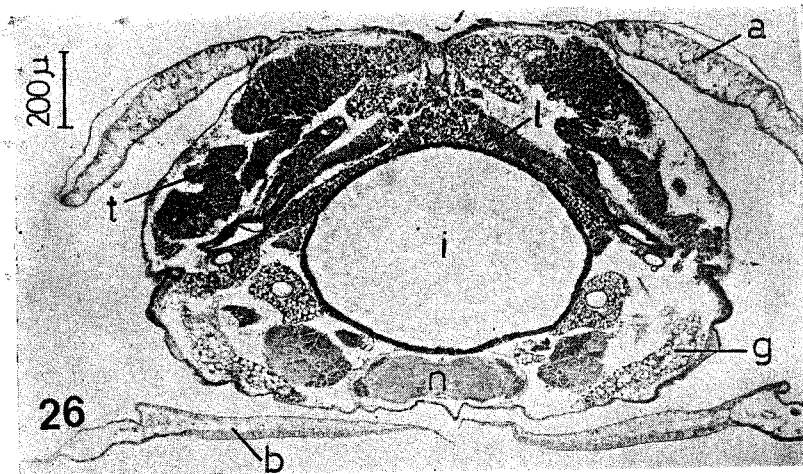
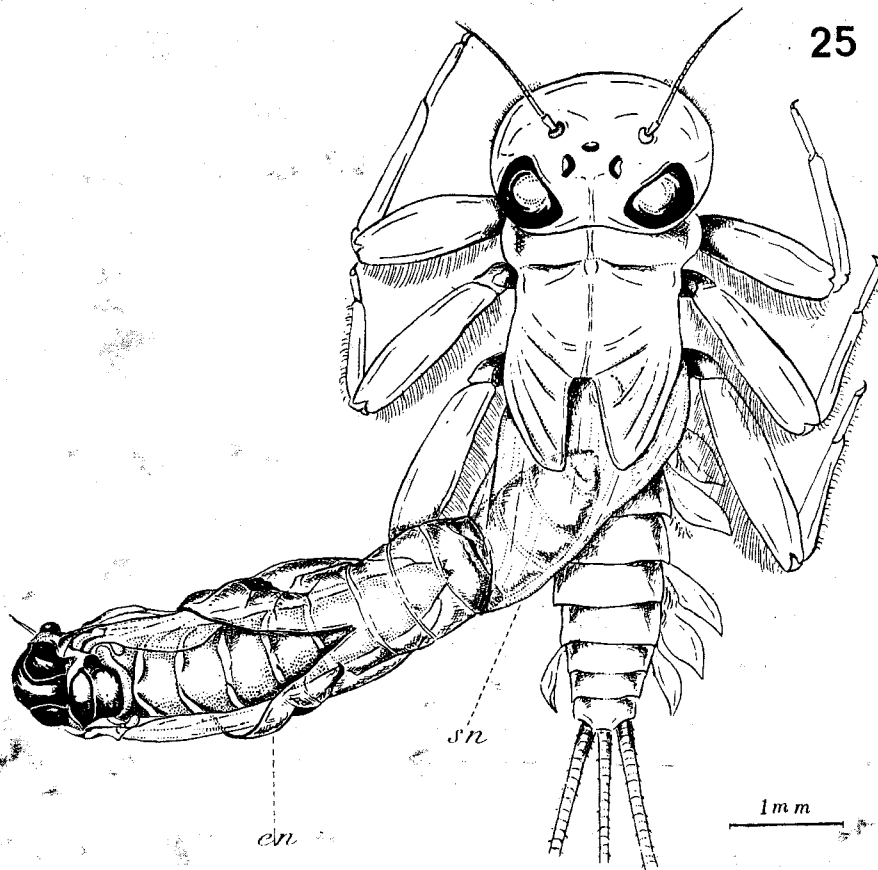


Fig. 25. Eclosion imaginale de *Symbiocladius rhithrogenae*, chironomide ectoparasite d'une nymphe d'*Ecdyonurus lateralis* (en: exuvie nymphale; sn: sac de sécrétion soyeuse), vue dorsale,  $\times 15$  (d'après Codreanu, 1939)

Fig. 26. Nymphe de *Rh. semicolorata*, coupe transversale du mésothorax, montrant les massifs néoplasiques développés dans la zone nourricière dorsale, sous l'action d'une larve ectoparasite âgée de *Symbiocladius* (a: ébauches alaires; b: trachéobranchie; g: tissu adipeux; i: intestin; l: muscles longitudinaux dorsaux; n: ganglions nerveux; t: tissu néoplasique), hématoxyline ferrique,  $\times 50$  (d'après Codreanu, 1939)

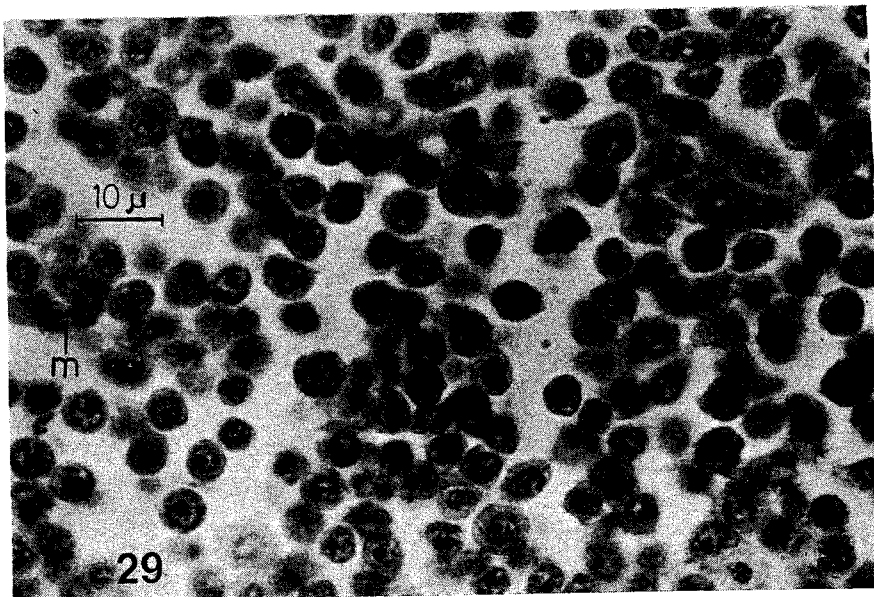
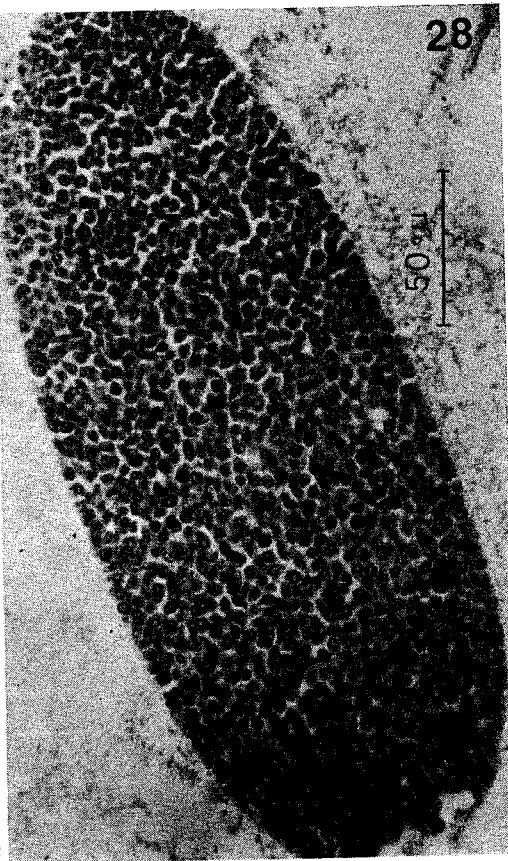
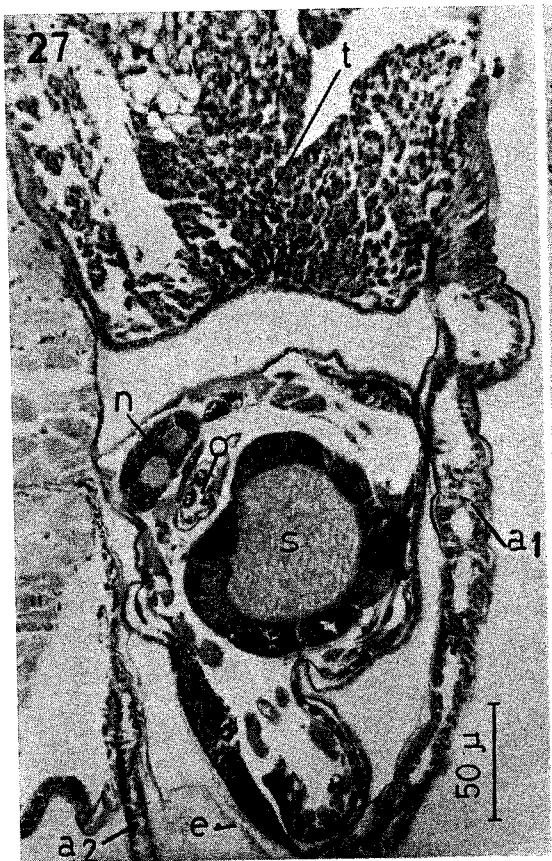


Fig. 27. Coupe sagittale d'une nymphe d'*E. lateralis* portant entre ses ébauches alaires (a1, a2) une larve ectoparasite jeune de *S. rhithrogenae* en coupe transversale (e: enveloppe de sécrétion; n: ganglions nerveux; o: oesophage; s: glande salivaire; t: infiltration néoplasique de la zone nourricière), hématoxyline ferrique,  $\times 300$

Fig. 28-29. *Symbiocladius rhithrogenae*, contenu intestinal d'une larve ectoparasite âgée, montrant le bol alimentaire exclusivement composé de cellules proliférantes de l'hémocoèle d'*E. lateralis*, coupes sagittales, hématoxyline ferrique. 28:  $\times 400$ . 29: détail (m: mitose),  $\times 1100$



homopolaires de  $7 \times 4 \mu$ , formée chacune de deux spores arrondies, définitivement accolées à l'intérieur d'une massive sécrétion interstitielle électrono-dense, dont la partie médiane figure un anneau équatorial (fig. 5, 6). Il y a deux sporoplasmes uninucléés par diplospore, pourvu chacun d'un filament polaire, enroulé à sa périphérie.

Par conséquent, *Telomyxa* a la constitution sporale fondamentale commune à toutes les Microsporidies, et le sous-ordre *Dicnidea* reposant sur une erreur, est à remplacer par un taxon désignant la position réelle de *Telomyxa*. Il est décevant de voir le sens périmé de ce sous-ordre néanmoins maintenu dans des diagnoses récentes des Microsporidies: CORLISS et LEVINE, 1963; HONIGBERG et all. 1964. Contrairement à WEISER (1961, p. 36), il n'y a aucun rapprochement taxonomique à faire entre *Telomyxa* et *Caudospora* WEISER, 1946, ce que fut ultérieurement rectifié (DOBY, VAVRA, WEISER, BEAUCOURNU-SAGUEZ, 1966, p. 308), et son schéma de la spore de *Telomyxa* n'est plus valable (1961, p. 14, fig. 4 e).

#### 4° *Mitoplastophora angularis* CODREANU, 1966

Après *Trichoduboscqia epeori* dont il sera question plus loin, *Mitoplastophora angularis* est la seconde microsporidie connue à pansporoblastes portant des prolongements filiformes et nous ferons observer que ce caractère exceptionnel se rencontre seulement chez celles qui parasitent les Ephémères. *Mitoplastophora* envahit les nappes adipeuses des nymphes d'*Ephemera danica* MÜLLER vivant dans les ruisseaux de montagne en Transylvanie (Roumanie) et se reconnaît à ses larges paquets anguleux, renfermant de nombreuses spores. Cette microsporidie se rapproche de *Pleistophora* par la grande variabilité numérique de ses spores piriformes, de  $4 \times 2 \mu$ , groupées depuis 2 jusqu'à plus de 48 sous une ferme paroi commune, formant ainsi des pansporoblastes d'une taille de  $7 \times 3,5 \mu$  à  $17 \times 12 \mu$ .

Très caractéristique est l'arrangement bi- ou tripolaire des spores dans des pansporoblastes fusiformes, à un contour losangique, ou bien triangulaires, dont les 2 ou 3 pointes se prolongent par des appendices flagelliformes de  $6-12 \mu$  (fig. 16). La taille des spores demeure constante en dépit de leur nombre et l'enveloppe pansporoblastique et ses prolongements sont très persistants, ce qui distingue facilement *Mitoplastophora angularis* des espèces de *Pleistophora* à pansporoblastes arrondis, décrits chez d'autres éphémères, exemple *Pleistophora vayssierei* (HESSE, 1905), parasite de *Baetis rhodani* (PICTET).

#### 5° *Gurleya linearis* CODREANU, 1968

C'est la quatrième microsporidie localisée dans le tissu gras d'*Ephemera danica*, nos matériaux provenant des ruisseaux du versant transylvain des Carpates Méridionales. Ses spores coniques, de  $4-5 \times 2 \mu$ , semblables aux graines du tournesol, s'agencent par quatre sur un ou deux rangs dans des pansporoblastes très allongés, de  $10-15 \times 4,5 \mu$ , limités d'une paroi fine (fig. 7). Ceux-ci infiltrent discrètement en beige les lobes adipeux qui conservent leur topographie. Il en résulte plusieurs caractères distinctifs vis-à-vis de *Gurleya legeri* HESSE, 1903, parasite d'*Ephemerella ignita* PODA, qui subit une déformation du thorax sous l'influence de cette microsporidie à spores ovoïdes, réunies dans des pansporoblastes globuleux, jusqu'à  $8 \mu$  de diamètre, avec de fréquentes macrospores. WEISER (1961, p. 47), indique à son tour des pansporoblastes cubiques de  $10 \mu$  de diamètre chez une microsporidie qu'il assimile à *Gurleya legeri*, infestant *Ephemerella lepnevae* TSCHERNOVA du Caucase, en URSS.

#### 2) Microsporidies d'*Ecdyonurus* (*Heptagenia*) *lateralis* (CURTIS)

#### 6° *Stempellia deformans* CODREANU, 1973

Vu la difficulté de retrouver l'espèce-type du genre *Stempellia*, envisagée ci-dessus (p. 232), il était opportun de vérifier les caractères génériques d'après une autre espèce également parasite d'une éphémère, surtout qu'entre temps plusieurs microsporidies provenant d'insectes très différents y furent rapportées. La prolifération de *Stempellia deformans* dans les nappes adipeuses provoque une hypertrophie du thorax ou des parties pleurales abdominales (fig. 8) à rapprocher des effets de *Gurleya*

*legeri* chez *Ephemerella ignita* (p. 233), mais les modifications histopathologiques corrélatives semblent bien en accord avec les données de LÉGER et HESSE (1910) sur *Stempellia mutabilis*. Il y a formation d'un xénome et une infiltration amibocytaire produisant des capsules fibreuses autour des amas de spores dégénérescentes, qui évoluent en corps bruns, visibles sur le vivant (fig. 9). Plus fréquents sont les pansporoblastes à 8 ou 4 spores ovoïdes de 3-4  $\mu$ , les groupements de 2 ou 16 spores étant plus rares. Les *Ecdyonurus* parasités muent à un intervalle d'environ 6 jours, cependant leur métamorphose échoue au stade imaginal. Nous les avons collectés uniquement dans un ruisseau de Sinaïa, Carpates Méridionales, Roumanie.

### 3) Microsporidies de *Rhithrogena semicolorata* (CURTIS)

Chez cette éphémère à larves particulièrement rhéophiles, les 5 microsporidies suivantes sont à considérer:

#### 7° *Trichoduboscqia epeori* LÉGER, 1926

C'est la première microsporidie connue à pansporoblastes appendiculés. En même temps que LÉGER (1926) la publiait en France, je l'ai observée dans les ruisseaux de Sinaïa en Roumanie et signalé sa présence en rapport avec la nutrition d'un Chironomide ectoparasite de *Rhithrogena*. En effet, tout en étant abondamment ingérée par la larve de *Symbiocladius rhithrogenae*, *Trichoduboscqia* ne la contamine pas, ce qui prouve que cette microsporidie est strictement spécifique de l'éphémère (CODREANU, 1930; 1939, p. 86, 191, pl. IX, fig. 109). C'est également une réponse négative fournie depuis longtemps à la question soulevée par ARVY et PETERS sur une éventuelle transmission d'endoparasites des Ephémères aux larves de Diptères, qui les fréquentent (1973, p. 274).

*Trichoduboscqia* affecte son hôte à tous les stades larvaires, y produisant une tumeur blanchâtre allongée qui incorpore les nappes adipeuses et refoule asymétriquement l'intestin du côté dorsal ou latéralement (fig. 10). Les spores piriformes, en pépin de raisin, longues d'un peu moins de 6  $\mu$ , sont contenues par 12-16 dans des pansporoblastes mûrifformes arrondis, d'un diamètre de 8-9  $\mu$  dont l'enveloppe émet 3-4 prolongements aciculaires longs de 25-30  $\mu$ , qui se déploient lorsque la masse parasitaire est dissociée (fig. 11). S'il s'agissait d'une adaptation à la flottaison ou favorisant leur ingestion, comme WEISER le pense (1963, vol. II, p. 322), ces longs appendices seraient moins exceptionnels parmi les Microsporidies. Les photographies de frottis de *Trichoduboscqia* qu'il publie concernant des matériaux rapportés de Roumanie (1961, p. 50, fig. 26; 1969, p. 202, fig. 351), cette microsporidie n'ayant pas été rencontrée en Tchécoslovaquie.

En microscopie électronique, les jeunes pansporoblastes de *Trichoduboscqia* offrent de beaux stades de cryptorthomitose (CODREANU-BALCESCU, CODREANU et PORCHET-HENNERÉ, 1975) et les appendices aciculaires présentent une gaine finement annelée continuant l'enveloppe commune et renfermant une dense substance médullaire avec une structure paracrystalline, ramifiée à leur base.

#### 8° *Tuzetia lipotropha* CODREANU et CODREANU-BALCESCU, 1975

A la différence de *Trichoduboscqia*, cette microsporidie infiltre en un blanc sâle les nappes adipeuses de l'éphémère, sans en dérégler la disposition segmentaire et en conservant la position axiale de l'intestin. La taille nymphale des *Rhithrogena* parasitées augmente jusqu'à 12-13 mm, mais leur ptérothèque reste rudimentaire et elles ne se métamorphosent pas, de même que celles atteintes de *Trichoduboscqia*. Tout en ayant fait remarquer la coexistence de ces deux microsporidies chez les *Rhithrogena* des ruisseaux de Sinaïa, Roumanie, (CODREANU, 1939, p. 86), nous avons longtemps hésité sur l'appartenance générique de cette seconde espèce. D'après ses grosses spores ovoïdes éparpillées, longues de 6-7  $\mu$ , émettant un filament polaire de 150  $\mu$ , il était tout aussi malaisé de la ranger parmi les *Nosema* que dans le genre *Pleistophora* (fig. 12). C'est la microscopie électronique qui nous a permis de l'identifier comme une *Tuzetia*, en raison de l'enveloppe sporoblastique de chaque spore, produisant un lacis de sécrétion caractéristique (fig. 13).

Il est nécessaire d'entreprendre l'étude ultrastructurale des microsporidies d'Éphémères diagnostiquées jusqu'à présent comme des *Nosema* (*N. baetis* KUDO, 1921; *N. leptophlebiae* WEISER, 1946; *N. tatica* WEISER, 1956) ou *Pleistophora* (*P. centropitili* WEISER, 1946; *P. bohémica* WEISER, 1946), car d'après leurs spores uninucléées et dépourvues d'une paroi pansporoblastique, telles qu'elles apparaissent en microscopie photonique (WEISER, 1961, p. 45-46, 51; ARVY et PETERS, 1973, p. 268-269, 273), on sera très probablement porté à y reconnaître encore d'autres *Tuzetia*. Enfin, c'est par mégarde qu'ARVY et PETERS (1973, p. 268) affirment que les noyaux des cellules adipeuses infestées par *Nosema baetis* "sont souvent en mitose", car le travail original de KUDO (1921, p. 171, figs. 115-117) n'y relève que des hypertrophies nucléaires et il n'y a pas de mitoses dans le corps gras des Éphémères pendant tout leur développement post-embryonnaire.

9° *Octosporea intestinalis* CODREANU et CODREANU-BALCESCU, 1975 et

10° *Tuzetia entericola* CODREANU et CODREANU-BALCESCU, 1975

Alors que les microsporidies précédentes provoquent des infestations massives du corps adipeux, extérieurement fort apparentes, celles de l'intestin de *Rhithrogena* sont très dissimulées, formant dans l'épithélium digestif des îlots épars, mis en évidence par l'examen à l'état frais et sur les coupes histologiques d'éphémères ramassées dans les ruisseaux de Sinaïa. Particulièrement remarquable est leur stricte localisation aux extrémités opposées de l'intestin: *Octosporea intestinalis* dans le mésentéron antérieur, *Tuzetia entericola* dans la paroi intestinale postérieure près des tubes de Malpighi (Fig. 11). Cette répartition nettement différentielle rappelle les données de GÖHRE (1943) sur la succession de trois espèces de *Gregarina* le long du tube digestif de *Tenebrio molitor*, en fonction des variations du pH intestinal. Vu leur parasitisme intracellulaire, les positions centrales des deux microsporidies sont à rapporter à des gradients physiologiques et biochimiques distincts du tractus intestinal de leur hôte.

Appartenant à deux genres éloignés, les spores offrent des caractères tranchants: elles sont cylindriques, parfois faiblement recourbées, aux deux pôles arrondis, jusqu'à 6  $\mu$  de longues chez *Octosporea intestinalis* et, par contre, ellipsoïdales-ovoïdes, grosses de 6-7  $\mu$ , avec une paroi épaisse chez *Tuzetia entericola*, où une anomalie de trois spores concrescentes en Y suggère un découpage incomplet à partir d'un plasmode sporogonial (fig. 17).

11° *Pleistophora hyperparasitica* CODREANU, 1967

L'incidence de cette microsporidie hyperparasite de la grégarine *Enterocystis rhithrogenae* de l'intestin de *Rhithrogena semicolorata* (Sinaïa, Roumanie), augmente en présence d'autres parasites de cette éphémère (*Symbiocladius*, *Ophryoglena*) et on la trouve souvent associée aux autres microsporidies, à localisation adipeuse ou intestinale, énumérées ci-dessus. Pourtant, ses spores piriformes-coniques, menues et pâles, peu réfringentes, d'une taille de 2,2-2,9  $\mu$ , ne ressemblent à aucune des microsporidies du même hôte (fig. 14). Peut-être se rapprocheraient-elles des spores de *Trichoduboscqia epeori*, mais celles-ci sont deux fois plus grandes et réunies dans des pansporoblastes mûriformes extrêmement caractéristiques, en sorte qu'il est difficile de la concevoir comme la souche de l'espèce hyperparasite, qui en serait issue par une mutation régressive.

Les agglomérations de spores infiltrent le cytoplasme grégarinien qui apparaît raréfié par perte de la plupart de ses enclaves de paraglycogène, détournées au profit de la multiplication de l'hyperparasite. En microscopie électronique (CODREANU-BALCESCU et CODREANU, 1976), les jeunes sporontes ayant un contenu dense, très riche en ribosomes et avec un réticulum endoplasmique développé, plongent directement dans le cytoplasme de la syzygie, sans en être isolés par une vacuole. Les groupes de spores mûres occupent des plages plus claires, délimitées par les restes d'une paroi pansporoblastique commune. Dans les espaces interstitiels, a lieu une sécrétion de tronçons flexueux à structure paracristalline et une couche granulaire semblable se dépose sur la paroi trilaminée de chaque spore (Fig. 15). Une substance électrono-opaque s'écoule par les plis épicytaires des syzygies infestées, qui subissent une castration parasitaire, étant incapables de s'enkyster et d'accomplir leur cycle reproducteur.

4) Microsporidies de *Baetis vernus* CURTIS et *B. rhodani* (PICTET)12° *Octosporea hypertrophians* CODREANU, 1974

Ces nymphes, observées à Sinaïa, Roumanie, laissent apercevoir à travers leur corps translucide 1-3 kystes blanchâtres ovoïdes ou lobulés, longs de 200-700  $\mu$ , localisés dans l'hémocoel métagastrique ou abdominal. Il s'agit d'une *Octosporea* qui, contrairement à la plupart des microsporidies, a une multiplication limitée à quelques cellules adipeuses, lesquelles deviennent géantes et se détachent, c'est pourquoi nous l'avons désignée sous le nom d'*O. hypertrophians*. Les amas de spores cylindriques, longues de 5-6  $\mu$ , distendent le cytoplasme infesté jusqu'à un diamètre transversal de 200-500  $\mu$ , n'épargnant qu'un espace plus ou moins central, qui tranche en clair sur le vivant et correspond à 1-2 noyaux vésiculeux (fig. 18). Fortement hypertrophiés, ceux-ci ont 30-75  $\mu$  de diamètre, avec des nucléoles compacts de 10-30  $\mu$ , alors que les noyaux adipeux normaux mesurent 10-13  $\mu$  et leur nucléole est de 4-5  $\mu$ . L'hypertrophie des noyaux, qui ne sont pas directement atteints par la microsporidie, indiquerait une induction stimulante de celle-ci sur les capacités de synthèse des cellules parasitées. Ce n'est donc pas une simple distension mécanique due à l'accumulation des spores, ce dernier effet ne survenant que secondairement.

Sous l'influence de *Nosema baetis*, KUDO (1924, p. 39, figs. 772-774) et WEISER (1961, p. 45, fig. 22; 1969, figs. 340-341) chez *Ecdyonurus venosus* constatent l'hypertrophie des cellules adipeuses infestées, mais la marche de l'infection est différente du cas présent. KUDO (1942), PFLUGFELDER (1950, p. 35-38), et SPRAGUE (1969) concluent également à une action stimulante de certaines microsporidies sur des processus d'hypertrophie cellulaire chez leurs hôtes.

13° *Tuzetia baeticida* CODREANU-BALCESCU et CODREANU, 1976

Chez les larves de *Baetis vernus* des ruisseaux de Sinaïa, le mésentéron antérieur apparaît parfois dilaté et parsemé de points blancs, leurs fourreaux alaires sont réduits et dans le sexe mâle, les ébauches des yeux en turban ont un aspect diminué et pâle. Ces symptômes accompagnent la présence d'une microsporidie, dont les spores ovoïdes ou ovo-cylindriques, d'une taille d'environ 5  $\mu$ , dilatent les cellules mésodéales de l'éphémère, étant susceptibles d'émettre après leur libération, un filament polaire long de 60  $\mu$  (fig. 19). C'est peut-être la même espèce que celle signalée par MAURAND (1973, p. 110, 118) chez *Baetis rhodani* de Montpellier, mais jusqu'à plus ample informé, nous la considérons distincte de *Tuzetia schneideri* (LÉGER et HESSE), en l'appelant *Tuzetia baeticida* n. sp.

En microscopie électronique (CODREANU-BALCESCU et CODREANU, 1976), les stades schizogoniques, quadrangulaires-arrondis, d'environ 3  $\mu$ , pourvus d'un gros noyau sphérique, et agencés de 2 à 4, sont limités par une membrane unitaire. C'est ce que les distingue nettement des sporontes, gros de 6  $\mu$ , proliférant à leur tour en une courte chaîne ou en rosette, dont la bordure se dédouble et s'épaissit sous forme de festons électro-denses. Après leur séparation, les sporoblastes montrent la différenciation du filament polaire à partir de l'appareil de Golgi vésiculaire-réticulé. En conformité avec le genre *Tuzetia*, la sécrétion périphérique du sporonte produit à la surface des spores mûres un étui de tubules enchevêtrés tangentiellement (fig. 20).

Sur les 12 Microsporidies d'Éphémères que nous venons d'examiner, réparties en 7 genres, à part celle qui est hyperparasite, 4 espèces infestent l'intestin et 8 le tissu adipeux, dont 3 présentent des localisations limitées, alors que 9 provoquent des infections massives, amenant la suppression de la métamorphose de leurs hôtes. Ce bilan est en désaccord avec l'opinion de WEISER\* sur l'emplacement préféré des Microsporidies chez les Éphémères (1961, p. 52): „Die verbreitetsten Infektionen sind die des Darmes und der Muskulatur". En général, les microsporidies à localisation musculaire abondent chez les Crustacés, tandis que leur siège d'élection est le tissu gras chez les insectes.

\* Nous renvoyons à DUPUIS (1961) pour l'analyse détaillée de l'ouvrage de WEISER (1961) sur les Microsporidies d'Insectes.



3. — Ciliés endoparasites du genre *Ophryoglena* EHRENBERG, 1831

Il fut longtemps admis par suite des infections expérimentales obtenues par LWOFF (1924), JANDA et JIROVEC (1938) etc. qu'il n'existe pas de ciliés parasites spécifiques de l'hémocoèle des insectes, les différents cas décrits se ramenant à la pénétration accidentelle de l'infusoire libre, *Tetrahymena* (*Glaucoma*) *pyriformis* (EHRENBERG, 1830), susceptible d'une multiplication intense et de fortes potentialités pathogènes. Ce n'est que dernièrement (CORLISS, 1960) que des espèces parasites cavitaires des larves aquatiques de Culicidés et Chironomidés furent identifiées: *Tetrahymena chironomi* CORLISS, 1960, *T. stegomyiae* (KEILIN, 1921) etc.

C'est à un autre groupe de ciliés histophages, les Ophryoglènes, assidûment étudiés après 1960 (SAVOIE, ROQUE, CANELLA et ROCCHI-CANELLA, de PUYTORAC, ROUYER-MUGARD), qu'appartiennent les parasites trouvés dans l'hémocoèle des éphémères et que MUGARD (1949, p. 198, 260) considère comme étant simplement facultatifs.

Or, après la découverte de la première *Ophryoglena* parasite d'une éphémère (LICHTENSTEIN, 1921), l'un de nous a montré par des recherches effectuées en Roumanie et en France (CODREANU, 1930, 1934) l'existence d'un cycle évolutif dépendant du sexe de l'hôte. En effet, c'est uniquement chez les éphémères femelles que le stade hémocoélien est suivi du parasitisme intra-ovarien, qui fournit aux ciliés une nutrition substantielle et la possibilité de dissémination à travers l'eau ambiante. La castration des ovaires n'empêche pas la métamorphose et l'élevage des nymphes parasitées aboutit à des imagos qui libèrent par le réflexe de ponte les *Ophryoglena* chargées de boules vitellines et préalablement entassées dans les deux longs oviductes élargis (fig. 23, 24). Elles deviennent des trophontes fusiformes recourbés de 250–300  $\mu$  de long sur 100  $\mu$  de large, à l'extrémité antérieure spatulée et à deux vacuoles pulsatiles. Après quelques jours de nage, ceux-ci s'immobilisent comme des tomites enkystés, se divisant chacun en quatre tomites qui reprennent une vie active dans l'eau, sous une forme élancée et rostrée, de 300  $\times$  50  $\mu$ .

Dans les éphémères mâles, les *Ophryoglena* s'arrêtent au stade hémocoélien et faute d'une nutrition adéquate, sont incapables d'acquiescer leur morphologie définitive et l'organite péribuccal len verre de montre", découvert par LIEBERKÜHN. En parvenant à l'eau, elles finissent par éclater. Chez les deux sexes, leur présence dans l'hémocoèle n'est qu'un stade d'attente, plus évident pour l'état enkysté en paquets des *Ophryoglena* parasites de *Rhithrogena* et d'*Oligoneuriella* (fig. 21, 22), où c'est à la maturation des ovaires de celles-ci, au dernier stade nymphal, que les infusoires quittent leurs kystes.

Nous sommes amenés à conclure à leur parasitisme vrai, qui apparaît comme une spécialisation issue de l'histophagie courante chez les *Ophryoglena*. A l'appui de cette interprétation, notons que les Ophryoglènes des éphémères ne survivent pas à la mort prématurée de leurs hôtes, n'arrivent pas à s'échapper de leur cadavre, ne dévorent pas leur corps ou leurs ovaires dilacérés, se gonflent et crèvent si on les amène à l'eau avant la phase trophique intraovarienne, tout comme les exemplaires accidentellement pénétrés dans des Plécoptères du même biotope. Ce n'est là certainement pas le comportement d'histophages ordinaires. Parmi les Ciliés parasites d'Insectes, les *Ophryoglena* des Éphémères offrent donc le cycle évolutif le mieux défini, mais cette importante caractéristique est généralement omise, même dans les traités bien informés (LIPA in STEINHAUS, 1963, vol. II, p. 353–358).

Il y a deux espèces parasites à distinguer:

1° *Ophryoglena collini* LICHTENSTEIN, 1921,

infestant les *Baetis* en France et en Roumanie (alentours de Sinaïa), renferme des infusoires libres dans l'hémocoèle de l'hôte, avant leur multiplication intraovarienne.

2° *Ophryoglena ovariovora* CODREANU, 1972,

parasite de *Rhithrogena semicolorata* et *Oligoneuriella rhenana* en Roumanie et en France (région de Grenoble), se caractérise par des paquets de kystes hémocoéliens, formés par l'enkystement individuel successif des ciliés, précédant l'envahissement des ovaires.

Les *Ophryoglena* des Éphémères sont à compter parmi les rares parasites gonotomes, c'est-à-dire ceux qui châtrant directement leurs hôtes, la majorité des cas se ramenant à une castration parasitaire indirecte par inhibition à distance du développement des gonades. La restriction de la fécondité des Éphémères parasitées est même plus complète que les effets de l'infusoire Astome *Orchitophrya stellarum* Cépède sur les testicules de certaines Astérides. Quant à l'expulsion active des Ophryoglènes par l'acte de ponte de l'imago femelle, il y a un rapprochement intéressant à faire avec le cycle évolutif d'un nématode, *Heterotylenchus aberrans* Bovien, dont les larves bisexuées, engendrées dans le corps du diptère adulte, *Hylemyia antiqua* Meigen, passent dans les ovaires et s'acheminent à l'extérieur par les oviductes de leur hôte (BAER, 1946, p. 158, fig. 119).

### III. INSECTES

#### 4. Chironomides ectoparasites: *Symbiocladius rhithrogenae* (ZAVREL, 1924)

A l'occasion d'une analyse approfondie du développement de cet ectoparasite et de ses relations avec les éphémères-hôtes, l'un de nous a dressé un aperçu de la diversification évolutive de ce grand groupe de Diptères (Nématocères Orthorhaphes) et de ses représentants épars commensaux ou parasites, connus à l'époque (CODREANU, 1939, p. 6-17). Considérant les larves de Chironomides comme des indicateurs biologiques particulièrement sensibles aux variations du milieu aquatique, THIENEMANN a puissamment promu leur recherche dans les régions caractéristiques du globe et réuni les principales connaissances écologiques et zoogéographiques à ce sujet dans un magistral ouvrage, qui signale également les formes épizoïques et parasites (1954, p. 63-72, pl. III).

La plupart des Chironomides ont des larves aquatiques et phytophages, peu d'entre elles sont terrestres ou carnivores, mais c'est à partir des premières, les plus généralisées que sont issues parmi les *Chironominae* des eaux stagnantes, les espèces associées aux Spongiaires ou aux Pulmonés Basommatophores, tandis que les *Orthocladiinae* rhéophiles ont livré les espèces inféodées à d'autres Insectes, y compris les Éphémères. La présence des larves épizoïques de *Smittia (Epoicocladius) ephemerae* (KIEFFER, 1924), ayant déjà été signalée en Roumanie (CODREANU, 1939, p. 14), nous remettons à plus tard l'étude détaillée de nos matériaux acquis depuis. Actuellement, la répartition géographique des Orthocladiines phorétiques et parasites apparaît considérablement vaste, cependant les rapports trophiques avec leurs hôtes ne sont pas toujours éclaircis et de nouveaux cas s'ajoutent, tels *Plecoptero-coluthus downesi* Steffan, 1965 sur les larves de Perlides et la découverte inattendue d'*Ichthyocladius neotropicus* FITTKAU, 1973 à la surface du corps de poissons sud-américains.

A l'intérieur même du genre *Symbiocladius*, il semble exister différents modes de nutrition corrélativement à la conformation de la larve, à sa localisation et à son action sur l'éphémère-hôte, mais les données des auteurs sont fort inégales à cet égard. *Symbiocladius rhithrogenae* (ZAVREL) largement répandu dans les cours d'eau de montagne en plusieurs pays d'Europe (Tchécoslovaquie, Pologne, Roumanie, Allemagne, France), où il infeste des espèces distinctes de *Rhithrogena* et d'*Ecdyonurus*, offre un parasitisme extrêmement spécialisé.

En voici les caractéristiques, mises en évidence par les recherches de CODREANU (1925-1939), poursuivies sur le *Symbiocladius* de *Rhithrogena semicolorata* et *Ecdyonurus lateralis* en Roumanie et en France (fig. 25).

- 1° Larves ectoparasites enfermées dans leur poche de sécrétion salivaire soyeuse, appliquée contre le repli sous-alaire du mésonotum, dont elles se nourrissent par piqures.
- 2° Diversification régressive des quatre stades larvaires et déplacement des yeux dans le prothorax à la première mue du chironomide (polymorphisme larvaire).
- 3° Corrélations définies reliant le développement du *Symbiocladius* à celui de ses nymphes-hôtes, d'après les résultats de leur élevage.

- 4° Suppression irrévocable de la métamorphose des éphémères parasitées qui s'avèrent épuisées sans qu'elles portent des lésions apparentes.
- 5° Identité entre le contenu intestinal des larves ectoparasites et la composition cellulaire des sinus hémocoéliens des nymphes-hôtes.
- 6° Accélération de la croissance larvaire du chironomide ectoparasite parallèlement à l'intensification de la réaction proliférante dans l'hémocoèle des éphémères-hôtes.

Vis-à-vis de tous les entomophages connus, la larve de *Symbiocladius* se singularise non seulement par sa nutrition exclusivement hémophage sans la moindre sarcophagie finale, mais surtout parce qu'elle n'ingère pas l'hémolymphe de l'éphémère telle qu'elle est normalement. En effet, au fur et à mesure de sa croissance larvaire, l'ectoparasite induit un processus proliférant qui se généralise à tous les espaces hémocoéliens de l'hôte, en sorte que sa nourriture consiste en une suspension excessivement dense de cellules néoformées, qui s'observent nettement sur les coupes histologiques (fig. 28, 29).

Les éléments prolifératifs sont des cellules mésenchymateuses basophiles à noyau vésiculeux avec un gros nucléole, se multipliant par de fréquentes mitoses. Elles infiltrent d'abord les nappes adipeuses mésothoraciques et vont constituer la zone nourricière de la larve ectoparasite (fig. 26, 27), qui y puise de compactes gorgées cellulaires au moyen de ponctions répétées. À partir du IV<sup>e</sup> stade larvaire du *Symbiocladius* qui se superpose toujours au dernier stade nymphal de l'éphémère, les cellules néoformées envahissent l'hémolymphe par suite de leur multiplication active au contact des cordons adipeux du corps entier, qui mobilisent leurs enclaves graisseuses. Même après l'enlèvement expérimental de l'ectoparasite, la prolifération se généralise irréversiblement dans l'hémocoèle de l'hôte et c'est elle qui inhibe la métamorphose de l'éphémère par détournement de ses réserves métaboliques, renfermées dans le corps gras.

Le tableau cytologique des éphémères agonisantes après l'éclosion du chironomide ectoparasite, suggère un antagonisme entre les facteurs endocriniens de la métamorphose et la réaction proliférante. C'est ce que a amené V. WAUTIER et J. WAUTIER (1956, p. 116, 123) à révéler une influence inhibitrice des extraits d'insectes en nymphose sur des tumeurs de souris.

Nous avons depuis longtemps mis en évidence (CODREANU, 1935, 1939, p. 227) le caractère néoplasique du processus proliférant des éphémères-hôtes de *Symbiocladius* et son autonomie par rapport aux phénomènes inflammatoires, directement liés au piqures de la larve ectoparasite. Plusieurs travaux concernant la carcinogenèse chez les invertébrés ont relevé le degré avancé de malignité de la réaction proliférante des éphémères sous l'action de *Symbiocladius*: SHARRER et LOCHHEAD (1950), V. WAUTIER et J. WAUTIER (1953, p. 80-82, 89, 91), PFLUGFELDER (1950, p. 130), GHELELOVITCH (1958, p. 714, 722).

D'autre part, pour la première fois, il a été montré que du point de vue histopathologique les soi-disantes "tumeurs héréditaires de *Drosophila*" ne représentent que des nodules leucocytaires tendant à encapsuler des altérations tissulaires déterminées génétiquement (CODREANU, 1939, p. 243). SCHARRER et LOCHHEAD (1950) ont émis une opinion analogue et GHELELOVITCH (1958, p. 713; 1959, p. 55) a consigné notre priorité, mais l'énorme bibliographie accumulée depuis dans ce domaine l'ayant omise, on a été obligé à la rappeler (CODREANU, 1966), surtout à propos des articles mal renseignés de HARKER et de DOUTT dans le traité d' "Insect Pathology" de STEINHAUS (1963, vol. I, p. 193, vol. II, p. 418).

Une riche information plus récente est fournie dans le compte rendu du "Symposium on neoplasms and related disorders of invertebrate and lower vertebrate animals" (1969), où DAWE (p. 23) et JONES (p. 484) indiquent l'intérêt du processus proliférant des éphémères sous l'action de *Symbiocladius* pour la pathologie comparée des croissances cellulaires atypiques. De même, BARIGOZZI (p. 289) y reproduit sans la citer la conclusion initiale de CODREANU (1939, p. 243), lorsqu'il déclare: "The present data provide no evidence that the so-called melanotic tumors of *Drosophila* are neoplasms, if a neoplasm is characterised by uncontrolled cell division".

Dans une de ses notes sur la leucopoièse d'insectes, ARVY (1953, p. 55) écrit: "Enfin, je viens de terminer l'étude de 10 espèces d'éphéméroptères, à divers stades évolutifs; leur région alaire est dépourvue d'organes leucopoiétiques". C'est ce qui renforce la signification pathogénique de la réaction

proliférante des éphémères porteuses du *Symbiocladius* ectoparasite, et l'on est d'autant plus étonné de la voir méconnue par ARVY et PETERS (1973, p. 298) pour lesquels "il s'agit seulement d'un tissu qui témoigne d'abord de l'irritation et ensuite de l'épuisement de l'hôte".

Une telle conception minimisante a fatalement conduit à un appauvrissement des conclusions générales de leur exposé quant à l'action des parasites sur les éphémères, qu'ils réduisent à des altérations mineures (p. 302): "À la consommation des réserves tissulaires banales peut s'ajouter la compression des organes de l'hôte... les muscles comprimés s'atrophient... Enfin les parasites peuvent s'attaquer... à la gonade et au vitellus des oeufs".

En réalité, la complexité des effets du parasitisme chez les Éphémères en fait un chapitre particulièrement captivant de toute la parasitologie générale et comparée.

#### SUMMARY

##### *Critical remarks on parasites and their effects upon Ephemeroptera*

Because their phyletic antiquity and ecological and zoogeographical diversity, the *Ephemeroptera* acquired a wide series of peculiar parasites, from various *Protophyta* and *Protozoa* to dipterous larvae. The present authors having done half a century's research work in this field, this paper summarizes their chief original results in order to complete the review of ARVY and PETERS (1973) on the same subject. It is shown that the hemocoelic parasites described by WEISER (1947, 1969) are not *Haplosporidia* but correspond to the chytridial genus *Endoblastidium* CODREANU, 1931. A fungus-like nature seems more probable for the enigmatic parasite *Spiriopsis adipophila* (ARVY and DELAGE 1966), which is reported by us from *Ephemera danica* nymphs in Romania and Poland. The general features of the gregarines family *Enterocystidae* MARG. CODREANU, 1940 and its specificity to *Ephemeroptera* are discussed.

Characteristic data *in vivo*, light and electron microscopy on 12 *Microsporidia* species parasitic in the midgut and fat body of *Ephemeroptera* nymphs are given and also on one hyperparasitic of an enterocystid gregarine. Both *Ephemera danica* and *Rhithrogena semicolorata* can be infested by five distinct microsporidan species. The true hemocoelic and intraovarian parasitism of two *Ophryoglena* species in *Baetis*, *Rhithrogena* and *Oligoneuriella* nymphs and the expulsion of certain amount of parasitic ciliates by the hatching female imago, instead of eggs, is pointed out. The paper deals finally with the highly specialized ectoparasitic chironomid larva, *Symbiocladius rhithrogenae*, its hemophagous nutrition inducing a strong proliferative process in the hemocoel of the host (*Rhithrogena*, *Ecdyonurus* spp.) and the valuable significance of this neoplastic reaction for the comparative pathology of tumoral cell-growths in invertebrate animals.

#### BIBLIOGRAPHIE

- ARVY L. (1953). Données histologiques sur la leucopoièse chez quelques Lépidoptères. *Bull. Soc. Zool. France*, **78**, 45-59.
- , (1971). *Spirinella adipophila* ARVY et DELAGE, 1966, parasite d'*Ephemera vulgata*, une énigme. C. R. 1-er Multicoll. Europ. Parasitol., Rennes, 431.
- , (1975). Nouvelles données sur *Spiriopsis adipophila*, Sporozoaire probable. Abstr. 2nd Int. Conf. Ephemeroptera, Cracow.
- ARVY L. et PETERS W. L. (1973). Phorésies, biocoenoses et thanatocoenoses chez les Ephéméroptères. *Proc. First Int. Conf. Ephemeropt.* Tallahassee, 254-312.
- ARVY L. et PETERS W. L. (1976). Liste des Ephéméroptères-hôtes de parasites, de commensaux et autres associés. *Annales Parasitol. Hum. et Comp.*, **51**, (1), 121-141.
- ARVY L. et SOWA R. (1976). Recherche sur les parasites internes des Ephéméroptères de la région de Cracovie. *Annales Parasitol. Hum. et Comp.*, **51**, (1), 111-120.



- BAER J. G. (1946). Le parasitisme. Lausanne, 235 p.
- BARIGOZZI C. (1969) Genetic control of melanotic tumors in *Drosophila*. in: Neoplasms and related disorders of Invertebrate and lower Vertebrate animals. *Nat. Cancer Inst. Monogr.* 31, Bethesda, 227-290.
- BAUDOIN J. et MAILLARD Y. P. (1972). Recherches sur les grégarines des coléoptères Hydrophilides. *Protistologica*, 8(1), 53-63.
- CANELLA M. F. et ROCCHI-CANELLA I. (1973). Acquisitions sur la biologie des *Ophryoglenina*, Ferrara, 225 p.
- CHATTON E. (1908). Revue des parasites et commensaux des Cladocères. *Ass. Franç. Avanc. Sci. Congr.* Reims, 1, 797-811.
- CODREANU-BALCESCU D. (1973)., Sur la mise en évidence de la sexualisation cytoplasmique chez les grégarines *Enterocystidae* à l'aide des colorations vitales. *Rev. Roum. Biol. sér. Zool.*, 18 (3), 189-191.
- (1976). Le rôle de l'appareil de Golgi dans l'élaboration du paraglycogène chez les Grégarines. *J. Protozool.*, 23 (4), 7A.
- CODREANU-BALCESCU D. et CODREANU R. (1976). L'ultrastructure d'une Microsporidie hyperparasite d'une grégarine d'Ephémère. *J. Protozool.*, 23, (4), 8A.
- , —, (1976). Données ultrastructurales sur une Microsporidie parasite intestinale des éphémères du genre *Baetis* de Roumanie. *J. Protozool.*, 23 (4) 8A.
- CODREANU-BALCESCU D. and CODREANU R. (1977). Ultrastructural features of the microsporidian *Mitoplastophora angularis* CODREANU, 1966, parasitic in the fat-body of *Ephemera danica* nymphs from Romania and France. Abstracts papers fifth internat. congress Protozool., 406.
- CODREANU-BALCESCU D., CODREANU R. et PORCHET-HENNERÉ E. (1975), Aspects ultrastructuraux de la mitose chez les Microsporidies polysporées. *J. Protozool.*, 22, (3), 78 A.
- CODREANU M. (1940). Sur quatre Grégarines nouvelles du genre *Enterocystis*, parasites des Ephémères torrenticoles. *Arch. Zool. exp. gén.*, 81, N. R. (3), 113-122.
- CODREANU R. (1925). Sur la larve d'un chironomide ectoparasite des nymphes d'une éphémère. *C. R. Soc. Biol.*, 93, 731-732.
- , (1927). Le cycle évolutif d'un Chironomide à larve ectoparasite d'une nymphe d'Ephémère. *C. R. Soc. Biol.*, 96, 1433-1434.
- , (1927). Les conditions de la mue dans un cas de parasitisme d'une nymphe d'Ephémère (*Rhithrogena* sp.) par une larve de Chironomide (*Trissocladius* sp.). *C. R. Soc. Biol.*, 96, 1435-1436.
- , (1930). Sur la phase interne du cycle évolutif de deux formes d'*Ophryoglena*, Infusoires endoparasites des larves d'Ephémères. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 190, 1154-1157.
- , (1930). La nutrition et l'action sur l'hôte de *Symbiocladius rhithrogenae*, Chironomide à larve ectoparasite des nymphes d'Ephémères. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 190, 1462-1464.
- , (1931). Sur l'évolution des *Endoblastidium*, nouveau genre de Protiste parasite coelomique des larves d'Ephémères. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 192, 772-775.
- , (1934). Rapports entre le développement de *Symbiocladius rhithrogenae*, Chironomide ectoparasite et la croissance de l'Ephémère-hôte. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 199, 100-102.
- , (1934). La présence d'*Ophryoglena*, Ciliés endoparasites chez les nymphes de l'Ephémère *Oligoneuria rhenana* IMHOFF en France. *Ann. Protistol.*, Paris, 4, 181-183.
- , (1935). Néoplasie maligne dans l'hémocoel des Ephémères sous l'action de *Symbiocladius rhithrogenae*, Chironomide ectoparasite. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 201, 102-104.
- , (1939). Recherches biologiques sur un Chironomide, *Symbiocladius rhithrogenae* (ZAVR.), ectoparasite cancérigène des Ephémères torrenticoles. *Arch. Zool. exp. gén.*, 81, 1-283.
- , (1957). Sur quatre espèces nouvelles de Microsporidies parasites de l'*Artemia salina* (L.) de Roumanie. *Ann. Sci. Nat. Zool.* 11, 561-572.
- , (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 des Microsporidies, *Monocytospora* nov. et *Polycytospora* nov. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 253, 1613-1615.
- , (1963). On the structure of the spore of *Telomyxa glugeiformis* LÉGER and HESSE, 1910 and the general classification of *Microsporidia*. *Progress Protozool. Proc. First Int. Conf. Protoz.*, Prague, 82-84.
- , (1966). On the occurrence of spore or sporont appendages in the *Microsporidia* and their taxonomic significance. *Proc. First Int. Congr. Parasit.*, Roma, 2, 602-603.
- , (1966). On a parasitic induced malignant cell growth in an Insect. *Proc. First Int. Congr. Parasit.*, Roma, 2, 617-618.
- , (1967). Sur une microsporidie nouvelle hyperparasite d'une grégarine du genre *Enterocystis* et le statut systématique de la famille des *Enterocystidae* M. CODREANU, 1940, propre aux Ephémères. *Protistologica*. 3, 351-352.
- , (1968). Sur les Microsporidies du tissu adipeux des nymphes d'*Ephemera*. *Ann. Stat. Biol. Besse-en-Chandesse*, 3, 271.
- , (1969). Sur quelques problèmes de la systématique des Microsporidies. *Rev. Roum. Biol. sér. Zool.*, 14 (6), 401-405.
- , (1972). Les *Ophryoglena* (Ciliata, Hymenostomata) intra-ovariennes des Ephémères sont-elles des parasites obligatoires ou facultatifs? *J. Protozool.*, 19, suppl., 63.
- , (1973). Sur les Microsporidies du genre *Stempellia* à propos d'une nouvelle espèce parasite d'Ephéméroptères. *Progr. Protozool. 4th Int. Congr. Protoz.*, Clermont-Ferrand, 90.
- , (1974) On two *Microsporidia* inducing giant cells in a Crustacean (*Anostraca*) and an Insect (*Ephemeroptera*) host. *Proc. 3d Intern. Congr. Parasitol.*, München, 3, 1711-1712.

- CODREANU R. et CODREANU-BALCESCU D. (1975). Sur les Microsporidies parasites de *Rhithrogena semicolorata* (Ephemeroptera) de Roumanie. *J. Protozool.*, **22**, (3), 77A.
- CODREANU R. and VAVRA J. (1970). The structure and ultrastructure of the Microsporidian *Telomyxa glugeiformis* LÉGER and HESSE, 1910, parasite of *Ephemera danica* Müller nymphs. *J. Protozool.*, **17**, 374-384.
- CORLISS J. O. (1960). *Tetrahymina chironomi* sp. nov., a ciliate from midge larvae and the current status of facultative parasitism in the genus *Tetrahymina*. *Parasitology*, **50**, 111-153.
- CORLISS J. O. and LEVINE N. D. (1963). Establishment of the *Microsporidea* as a new class in the Protozoan subphylum *Cnidosporea*. *J. Protozool.* **10**, suppl., 26-27.
- DAWE C. J. (1969). Phylogeny and oncogeny. In: Neoplasms and related disorders of Invertebrate and lower Vertebrate animals. *Nat. Cancer Inst. Monogr.*, **31**, Bethesda, 1-39.
- DESPORTES I. (1974). Ultrastructure et évolution nucléaire des trophozoïtes d'une Grégarine d'Ephéméroptère: *Enterocystis fungoides* M. CODREANU. *J. Protozool.*, **21**, 83-94.
- DESPORTES I. (1976). Ultrastructure de *Stempellia mutabilis* LÉGER et HESSE, Microsporidie parasite de l'Ephémère *Ephemera vulgata* L., *Protistologica*, **12**, 121-150.
- DOBY J. M., VAVRA J., WEISER J., BEAUCOURNU-SAGUEZ F. (1965). Complément à l'étude de la morphologie et du cycle évolutif de *Caudospora simulii* WEISER, 1947. *Bull. Soc. Zool. France*, **90**, (4), 393-399.
- DOUTT R. L. (1963). Pathologies caused by Insect parasites. In: *Insect Pathology*, ed. STEINHAUS E. A., **2**, 393-422.
- DUPUIS C. (1961). Compte-rendu analytique de l'ouvrage de J. WEISER „Die Mikrosporidien als Parasiten der Insekten. *Ann. Paras. Hum. Comp.*, **36**, (5-6), 810-821.
- FITTKAU E. J. (1974). *Ichthyocladius* n. gen., eine neotropische Gattung der *Orthocladinae* (Chironomidae, Diptera) deren Larven epizoisch auf Welsen (*Astroblepidae* und *Loricariidae*) leben. *Chironomus*, **1**, (14-15), 111.
- FOERSTER H. (1938). Gregarinen in schlesischen Insekten. *Z. Parasitenk.*, **10**, 157-209.
- GEUS A. (1969). Die *Gregarinida* der land- und süßwasserbewohnenden Arthropoden Mitteleuropas. In: *Die Tierwelt Deutschlands*, **57**, 608 p.
- GHELELOVITCH S. (1958). Une tumeur héréditaire de la Drosophile (Etude génétique et physiologique). *Biol. Médic.*, **47**, 711-810.
- , (1959). Une tumeur héréditaire de la Drosophile (Etude histologique et discussion générale). *Biol. Médic.*, **48**, 52-97.
- GÖHRE E. (1943). Untersuchungen über den plasmatischen Feinbau der Gregarinen mit besonderer Berücksichtigung der Sexualitätsverhältnisse. *Arch. Protistenk.*, **96**, 295-324.
- GRASSÉ P. P. (1953). Classe des Grégarinomorphes. In: *Traité de Zoologie*, **1**, (2), 550-690.
- HARKER J. E. (1963). Tumors. In: *Insect Pathology*, ed. STEINHAUS E. A., **1**, 191-213.
- HESSE E. (1903). Sur une Microsporidie tétrasporée du genre *Gurleya*. *C. R. Soc. Biol. Paris*, **55**, 495-496.
- , (1905). Microsporidies nouvelles des Insectes. *C. R. Congr. Assoc. Franç. avanc. Sci.*, Grenoble, **33**, 914-916.
- HONIGBERG B. M., BALAMUTH W., BOVEE E. C., CORLISS J. O., GOJDIES M., HAL R. P., KUDO R. R., LEVINE N. D., LOEBLICH A. R. Jr., WEISER J., WENRICH D. H. (1964). A revised classification of the phylum *Protozoa*. *J. Protozool.*, **11**, 7-20.
- JANDA V. und JIROVEC O. (1938). Über künstlich hervorgerufenen Parasitismus eines freilebenden Ciliaten, *Glaucoma piriformis* und Infektionsversuche mit *Euglena gracilis* und *Spirochaeta biflexa*. *Vestn. Ceskoslov. Spolec. Zool.*, **5**, 34-58.
- JIROVEC O. (1932). Ergebnisse der Nuklealfärbung an den Sporen der Mikrosporidien nebst einige Bemerkungen über *Limphocystis*. *Arch. Protistenk.*, **77**, 379-390.
- , (1936). Studien über Mikrosporidien. *Vestn. Ceskoslov. Zool. Spolecn.* **4**, 1-75.
- JONES J. C. (1969). Hemocytes and the problem of tumors in Insects. In: Neoplasms and related disorders of Invertebrate and lower Vertebrate animals. *Nat. Cancer Inst. Monogr.*, **31**, Bethesda, 481-485.
- KUDO R. (1921). Studies on *Microsporidia* with special reference to those parasitic in mosquitoes. *Journ. Morph.*, **35**, 153-193.
- , (1924). A biologic and taxonomic Study of the *Microsporidia*. *Illinois Biol. Monogr.*, **9**, (2-3), 79-268.
- , (1942). On the microsporidian, *Duboscqia legeri* PÉREZ, 1908, parasitic in *Reticulitermes flavipes*. *Journ. Morph.*, **71**, 307-333.
- LÉGER L. (1926). Une microsporidie nouvelle à sporontes épineux. *C. R. Acad. Sci. Paris*, **182**, 727-729.
- LÉGER L. et HESSE E. (1910). Cnidosporidies des larves d'éphémères. *C. R. Acad. Sci. Paris*, **150**, 411-414.
- , —, (1916). Sur la structure de la spore des Microsporidies. *C. R. Soc. Biol. Paris*, **79**, 1049-1053.
- , —, (1922). Microsporidies bactériiformes et essai de systématique du groupe. *C. R. Acad. Sci. Paris*, **174**, 327-330.
- LICHTENSTEIN J. L. (1921). *Ophryoglena collini* n. sp. parasite coelomique des larves d'Ephémères. *C. R. Soc. Biol.*, Paris, **85**, 794-796.
- LIPA J. J. (1963). Infections caused by *Protozoa* other than *Sporozoa*. In: *Insect Pathology*, ed. STEINHAUS E. A., **2**, 335-361.
- LUTZ A. und SPLENDRE A. (1908). Über Pebrine und verwandte Mikrosporidien. *Centralbl. Bakt.*, **46**, 311-315.
- LWOFF A. (1924). Infection expérimentale à *Glaucoma piriformis* (infusoire) chez *Galleria mellonella* (lépidoptère) *C. R. Acad. Sci. Paris*, **178**, 1106-1108.
- MAURAND J. (1973). Recherches biologiques sur les Microsporidies des larves de Simulies. Thèse. Montpellier, 237 p.
- MUGARD H. (1949). Contribution à l'étude des Infusoires Hyménostomes histiophages. *Ann. Sci. Nat. Zool.*, 11 sér., **10**, 171-269.

- PFLUGFELDER O. (1950). Zooparasiten und die Reaktion ihrer Wirtstiere. Jena, G. Fischer, 198 p.
- SCHARRER B. and LOCHHEAD M. S. (1950). Tumors in the Invertebrates: a Review. *Cancer. Research*, **10**, (7), 403-419.
- SPRAGUE V. (1963). Revision of genus *Haplosporidium* and restoration of genus *Minchiria* (*Haplosporidia*). *Journ. Protozool.*, **10**, (3), 263-266.
- , (1969). *Microsporidia* and tumors. In: Neoplasms and related disorders of Invertebrate and lower Vertebrate animals. *Nat. Cancer Inst. Monogr.*, **31**, Bethesda, 237-249.
- STEFFAN A. W. (1965). *Plecopterocoluthus downesi* n. g. n. sp. (*Diptera, Chironomidae*), a species whose larvae live phoretically on larvae of Plecoptera. *Canad. Ent.*, **97**, (12), 1323-1344.
- THIENEMANN A. (1954). *Chironomus*. Die Binnengewässer, Stuttgart, **20**, 834 p.
- THIÉRY J. P. (1967). Mise en évidence des polysaccharides sur coupes fines en microscopie électronique. *J. Microscop.* **6**, 987-1018.
- VAVRA J. et JOYON L. (1966). Etude sur la morphologie, le cycle évolutif et la position systématique de *Callimastix cyclopis* WEISSENBERG, 1912. *Protistologica*, **2**, (4), 5-15.
- VAYSSIÈRE A. (1882). Recherches sur l'organisation des larves des Ephémérines. *Ann. Sci. Nat. Zool.*, 6-e sér., **13**, 1-136.
- VIVIER E. (1975). The *Microsporidia* of the Protozoa. *Protistologica*, **11**, (3) 345-361.
- WAUTIER V. et WAUTIER J. (1953). Le cancer et les Invertébrés. I. Réactions tumorales naturelles. *Bull. mens. Soc. Linn. Lyon*, **22**, (3), 67-96.
- , —, (1955). Réactions tumorales naturelles chez des Invertébrés. *Bull. mens. Soc. Linn. Lyon*, **24**, (8), 214-216.
- , —, (1956). Action d'extraits de pupes de Drosophile sur l'évolution de l'adénocarcinome mammaire spontané de la souris. *Bull. mens. Soc. Linn. Lyon*, **25**, (5), 116-124.
- WEISER J. (1947). Three new parasites of Ephemerid larvae. (tchèque, rés. angl.) *Vestn. Českoslov. Zool. Spolecn.*, **11**, 297-303.
- , (1961). Die Mikrosporidien als Parasiten der Insekten. *Monogr. angew. Entomol.*, **17**, 149 p.
- , (1963). Sporozoan Infections. In: *Insect Pathology*, ed. STEINHAUS E. A., **2**, 291-334.
- , (1969). An Atlas of Insect diseases, Academia, Prague, 292 p.