ANNALES DE PARASITOLOGIE

HUMAINE ET COMPARÉE

Tome 48

1973

N° 1

Annales de Parasitologie (Paris), 1973, t. 48, n° 1, pp. 1 à 10

MÉMOIRES ORIGINAUX

Observations sur *Nephridiophaga forficulae*

(Léger, 1909)

parasite des tubes de Malpighi de *Forficula auricularia* L.

par R. ORMIERES et J.-F. MANIER

*Laboratoire de Zoologie I (Pr O. TUZET), Université des Sciences et Techniques du Languedoc,
Place E.-Bataillon, F 34000 Montpellier*

Résumé

L'étude du cycle évolutif de *Nephridiophaga forficulae* (Léger, 1909), inconnu jusqu'ici, permet de penser que l'infestation des tubes de Malpighi de *Forficula auricularia* L. s'effectue à partir de l'hémocoel. Des plasmodies traversent l'épithélium Malpighien et envahissent la lumière des tubes par intense multiplication asexuée donnant naissance à des éléments uninucléés. Certains plasmodies issus de ces éléments forment des spores à noyau unique et membrane épaisse qui, évacuées, infesteront d'autres *Forficules*.

Annales de Parasitologie humaine et comparée (Paris), t. 48, n° 1

1

Summary

The study of the still unknown life-cycle of *Nephridiophaga forficulae* (Léger, 1909) leads us to think that the infestation of Malpighian tubes in *Forficula auricularia* L. starts from the haemocoel. Plasmodia move through the Malpighian epithelium to invade the lumen of the tubes thanks to an intensive asexual multiplication giving birth to uninucleate elements. Some plasmodia coming from those elements turn into uninucleated and thick-walled spores which once evacuated may infest other *Forficulae*.

Léger (1909), étudiant des parasites des tubes de Malpighi d'*Olobrates abbreviatus* Ol. (Coleoptera, Tenebrionidae), parasites qu'il range dans les Mycétozoaires sous le nom de *Peltomyces hyalinus*, conclut son article (non illustré) par ces quelques lignes : « Une autre espèce de *Peltomyces* vit dans les tubes de Malpighi de *Forficula auricularia*. Je la désignerai sous le nom de *P. forficulae*. Elle est très voisine de *Peltomyces blattellae* (étudiée par Crawley chez *Blattella germanica*), mais s'en distingue toutefois, par la taille un peu plus grande de ses spores ($6,4 \mu \times 3,3 \mu$), ses plasmodies en forme de dôme élargi et ses sporanges à spores très nombreuses et à parois gélatinifères. »

Nous n'avons pas de plus amples renseignements sur les parasites des tubes de Malpighi de *Forficula*. Les informations sont heureusement plus nombreuses sur ceux de *Blattella germanica* L., cités par Léger. Il nous paraît utile de faire ici l'historique général de ces parasites qui ont bien souvent changé de nom générique. En effet, Crawley (1905), décrivant succinctement les « sporogenous protozoa » de *Blattella*, les place dans le genre *Coelosporidium* Mesnil et Marchoux, comme Haplosporidies. Il mentionne des plasmodies dans lesquels, autour de chaque noyau, se forme une vacuole. Dans certains cas, le résultat est la production de « round bodies » ; dans d'autres, il se forme des spores uninucléées. Il a donc vu, schizogonie et sporogonie. Caullery et Mesnil (1905) pensent que *Bertramia* est préférable à *Coelosporidium*. Perrin (1905), bien que n'ayant pas vu de filament polaire, en fait une Microsporidie du genre *Plistophora*. Nous avons vu que Léger (1909) pense qu'il s'agit de Mycétozoaires et range les trois espèces connues, celle d'*Olobrates*, celle de *Blattella* et celle de *Forficula* dans le genre *Peltomyces*.

Mais en 1937, Ivanic crée le genre *Nephridiophaga* pour une Haplosporidie des tubes de Malpighi des Abeilles, en mentionnant des stades intracellulaires qui, plus tard, tomberont dans la lumière des tubes. Il pense que le parasite des *Blattella* doit aussi être classé dans son nouveau genre.

Sprague (1940), ne trouvant pas de stades intracellulaires, rejette *Nephridiophaga* de la classification pour adopter à nouveau, *Coelosporidium*.

Enfin, en 1966, Woolever dit : « Until I examined newly-infected tubules, I was in agreement with Sprague rejection ; but my discovery of cytozoic stages leads me to the following conclusion... I reluctantly accept the name *Nephridiophaga* to avoid multiplication of names. » Elle en fait une Haplosporidie sous le nom de *Nephridio-*

phaga blattellae. Cet auteur étudie ce parasite de façon détaillée en microscopie photographique et électronique. Le cycle peut se résumer ainsi : des spores uninucléées sont avalées, et le début de l'infestation se manifeste quinze jours plus tard par des stades intracellulaires dans l'épithélium des tubes de Malpighi. Ces stades passent dans la lumière des tubes, dix-huit jours plus tard, et on ne retrouve plus jamais de stades intracellulaires. La schizogonie débute par multiples divisions des plasmodes fixés à la bordure en brosse des cellules. Malgré de nombreuses recherches, il n'a pas été vu de processus sexué pendant la sporogonie qui aboutit à la formation de spores uninucléées. Chaque pansporoblaste donne 40 spores, ou plus, de $5,1 \mu \times 2,6 \mu$.

Incontestablement, le parasite des *Forficula*, étudié par Léger et nous-mêmes, est à classer avec celui des *Blattella*, et il a subi aussi toutes les dénominations successives : *Coelosporidium* (Haplosporidie) ; *Peltomyces* (Mycétozoaire) ; *Plistophora* (Microsporidie) ; *Nephridiophaga* (Haplosporidie). Suivant Woolever, nous pensons qu'il est normal de l'appeler *Nephridiophaga*.

Deux travaux sont encore à citer :

Ganapati et Narasimhamurti (1960) ont décrit une nouvelle « Haplosporidie » *Nephridiophaga xenoboli* dans l'intestin du Myriapode *Xenobolus carnifex*. Les spores sphériques et bivalves éloignent ce parasite du genre *Nephridiophaga*, ainsi que la localisation dans l'intestin.

Gibbs (1959) étudie *Coleospora binucleata* (et non *Coelospora*, comme l'écrit Woolever dans son texte et dans sa bibliographie), parasites des tubes de Malpighi du Coléoptère *Gonocephalum arenarium*, qui a de grandes ressemblances avec notre parasite malgré ses spores binucléées. Il faut retenir de ce travail que les tubes de Malpighi réagissent à l'infestation en formant une protubérance allongée dans l'hémocœle.

Matériel et Techniques

Les tubes de Malpighi de *Forficula auricularia* L. récoltées dans l'Ardèche, lorsqu'ils sont infestés, présentent un aspect blanchâtre et ont un diamètre supérieur à celui des tubes sains. Ce sont ces deux caractères qui nous ont conduits à les examiner en détail.

Les observations ont été faites sur frottis et sur coupes. Les frottis ont été colorés au carmin acétique de Sémichon, mais c'est sur coupes histologiques que l'étude fine a pu être réalisée par des techniques classiques : hématoxyline ferrique, feulgen et surtout fuch sine basique de Delamater.

Des infestations expérimentales ont été tentées de deux manières :

a) Infestation par broyat de tubes de Malpighi intensément parasités. Ce procédé ne nous a pas donné satisfaction. Peut-être les spores encore contenues dans les tubes n'étaient-elles pas assez mûres.

b) Infestation en mettant des individus sains en présence d'excréments d'individus infestés. Ces résidus renferment alors de très nombreuses spores mûres. Le résultat a été satisfaisant et nous a permis d'étudier une partie du début de l'infestation.

Observations

Nous examinerons tout d'abord le cas des Forficules récoltées dans l'Ardèche, naturellement parasitées, et dont les tubes de Malpighi sont bourrés de *Nephridiophaga* à différents stades.

Tous ces stades sont alors dans la lumière des tubes de Malpighi, les uns fixés à la bordure en brosse des cellules, les autres libres dans cette lumière.

Fixés aux cellules, on distingue surtout des plasmodes à nombreux noyaux pycnotiques, très petits. Ces plasmodes sont en forme de dôme, dont la base se perd dans les digitations cellulaires. Ils mesurent 12 à 15 μ de haut (fig. 1, Pl. i), et se mêlent les uns aux autres, formant parfois un véritable revêtement interne aux tubes de Malpighi (ph. B). Ce sont des formes âgées qui évolueront de deux façons différentes.

Fig. 1. — Coupe transversale d'un tube de Malpighi de *Forficula auricularia*

Les divers stades du cycle de *Nephridiophaga forficulae* sont représentés : N.Tm, noyau d'une cellule du tube de Malpighi ; Pl. i, plasmode interne ; Pl. e, plasmode externe ; Tm, tube de Malpighi ; Sc. 1, schizozoïtes dérivant d'un plasmode fixé ; Sc. 2, schizozoïtes formant une rosette libre ; Sp, spores.

a) SCHIZOGONIE.

Chaque noyau d'un plasmode fixé s'isole dans une masse sphérique de protoplasme. Crawley (1905) dit qu'il se forme une vacuole autour de chacun d'eux, mais l'interprétation est certainement mauvaise. Par ce procédé, apparaissent les « round bodies » de Crawley, en réalité, les schizozoïtes (fig. 1, Sc. 1 et ph. F), de 1,5 à 2 μ de diamètre, uninucléés. Ces éléments abandonnent le plasmode et sont libérés dans la lumière.

Dans cette cavité se place une deuxième catégorie de schizogonie en rosette. La membrane du plasmode bourgeoine des sphérules de même taille que les schizozoïtes que nous venons de décrire, chacune étant fixée au reliquat par un pédoncule. Un noyau pénètre dans chaque élévation ainsi formée. Les schizozoïtes de second type se détachent (fig. 1, Sc. 2). Ils ont souvent, comme le dit Woolever, une « cytoplasmic tail » qui est le reste du protoplasme plasmodial.

Ces schizozoïtes, comme les premiers, assurent l'infestation sur place. Ils se piquent à la bordure des cellules, propagent le parasite sur une grande longueur des tubes et, une fois en place, multiplient leurs noyaux, formant ainsi des plasmodies jeunes paucinucléés.

b) SPOROGENIE.

Elle débute lorsque de fines lignes de démarcation séparent des portions cytoplasmiques uninucléées. On ne peut différencier ce stade d'un début de schizogonie. Mais ici, les éléments uninucléés ne sont pas libérés et continuent leur évolution à l'intérieur de la membrane plasmodiale.

Certains noyaux ne participent pas à la formation des spores, restent petits et dégénèrent. Ce fait avait été noté par Woolever. Les noyaux des sporoblastes grossissent, et il apparaît une nette membrane nucléaire, alors que tous les noyaux vus jusqu'ici étaient pycnotiques. Simultanément, les sporoblastes, qui étaient sphériques au début, prennent une forme grossièrement rectangulaire conservée par la spore mûre. Celle-ci atteint 5 μ de long sur 2,5 μ de large lorsqu'elle est fixée et colorée, alors que sur le vivant, sa taille est de 7 μ sur 4 μ . Elle montre un unique gros noyau central (fig. 1, Sp.). Les spores restent dans la membrane plasmodiale qui forme ainsi l'enveloppe d'un « kyste » (ph. A), d'abord fixé aux cellules de l'hôte, puis libéré dans le tube de Malpighi. Il y a plus de vingt spores par kyste.

Le tube de Malpighi ne paraît pas être affecté par la présence du parasite. On note cependant une augmentation du diamètre du tube dans le cas de forte infestation, et une hypertrophie des noyaux. De toute façon, l'animal-hôte n'en souffre pas puisque nous avons pu conserver des Forficules fortement infestées (ceci prouvé par l'examen des excréments bourrés de spores) pendant plus de neuf mois.

L'enveloppe kystique éclate, les spores sont libérées et évacuées avec les résidus digestifs de la Forficule.

Telles sont nos observations dans le cas de Forficules naturellement parasitées, donc vraisemblablement à infestation assez ancienne.

Mais, grâce aux spores mûres se trouvant au fond des cristallisoirs d'élevage, nous avons pu infester avec succès des *F. auricularia* de notre région qui, dans la nature, ne nous ont jamais montré de *Nephridiophaga*.

Au bout d'une douzaine de jours, ces Dermaptères sont disséqués ; leurs tubes de Malpighi fixés sont coupés, ensuite colorés par la fuchsine basique de Delamater.

L'infestation s'est réalisée par l'ingestion de spores qui, sous l'action du suc digestif, ont subi une lyse ou une déhiscence, libérant le germe sporal uninucléé.

On pense immédiatement que ce germe suit le tube digestif, pénètre dans les tubes de Malpighi, et là se fixe, multiplie ses noyaux, formant un plasmode initial. Dans le cas cité par Woolever, les premiers plasmodies seraient même intracellulaires, comme nous l'avons dit dans l'historique.

En réalité, cela ne se passe pas ainsi, et le parasite choisit une voie plus compliquée pour arriver dans son biotope, les tubes de Malpighi. Woolever pensait aussi que la voie la plus simple n'était pas suivie par le parasite des Blattes, mais n'a pu le prouver. Elle écrit, en effet : « Quoique je n'en aie aucune évidence directe, j'avance l'hypothèse suivant laquelle la spore germe dans l'intestin et le sporozoïte uninucléé passe à travers l'épithélium intestinal dans l'hémocœle et, de là, dans les tubes de Malpighi qui se trouvent sur ou près de la surface de l'intestin, plutôt que de passer dans les tubes en venant directement de l'intestin. Cette hypothèse est appuyée par les évidences suivantes : 1) Seuls les stades initiaux de l'infestation sont intracellulaires. Si le sporozoïte ne passe pas à travers l'épithélium des tubules pour établir l'infestation, il semble invraisemblable que seuls les stades initiaux de l'infestation soient des formes cytozoïques ; plus vraisemblablement, un germe arrivant dans les tubes de Malpighi en venant directement de l'intestin, ou bien n'entrerait pas dans les cellules du tube, ou bien aurait un stade intracellulaire continu. 2) Une telle infestation montrerait probablement, initialement, une grande proportion de stades près de la partie proximale des tubes : ce n'est pas le cas observé. »

De même, dans le travail de Gibbs (1959), sur *Coleospora binucleata* parasite des tubes de Malpighi de *Gonocephalum arenarium*, quelques figures semblent faire présenter une infestation à partir de l'hémocœle, bien que cet auteur n'ait pas mentionné cette éventualité. En effet, pour lui, les premiers stades sont intracellulaires, mais — dit-il — « pour une raison qui n'est pas claire du tout, le plasmode s'étend toujours d'abord dans la direction de la paroi externe du tube de Malpighi où il forme un bombement, mais il reste inclus dans un fourreau dérivé de la cellule-hôte ». Ce bombement se transforme ensuite en doigt de gant faisant fortement saillie dans l'hémocœle. Ensuite, le plasmode abandonne cette protubérance qu'il vient de former et, se dirigeant du côté opposé, tombe dans la lumière des tubes et se fixe à la bordure en brosse des cellules.

Nephridiophaga forficulae (Léger, 1909)

A. — Coupe longitudinale d'un tube de Malpighi avec plasmodies et kystes bourrés de spores ; B. — Coupe transversale avec nombreux plasmodies ; C-D-E. — Trois aspects des formations en dôme montrant le passage à travers l'épithélium des tubes de Malpighi ; F. — éléments uninucléés provenant d'une multiplication asexuée

Tous ces phénomènes s'expliquent si on admet que le plasmode vient de l'hémocœle.

Douze jours après l'infestation expérimentale, dans les Forficules, s'observent des plasmodes fixés à l'épithélium des tubes de Malpighi, mais aussi, accolés contre la face externe de ces tubes, un grand nombre de « bulge » (terme de Gibbs), de dômes (ph. C et E). Sur coupes, ils se révèlent formés par une enveloppe relativement épaisse, à l'intérieur de laquelle est un plasmode, paucinucléé dans les petites formes, mais qui peut avoir une vingtaine de noyaux pycnotiques dans les plus grandes, atteignant 13 μ de diamètre. Ceci n'est pas sans rappeler les figures de Gibbs, bien que la forme du bombement soit différente.

On trouve très fréquemment des cas où le plasmode traverse l'épithélium (fig. 1, Pl. e et ph. D), l'enveloppe restant dans l'hémocœle, à la surface externe des tubes.

Nous avons ici certainement des débuts d'infestation qui semblent montrer que les tubes de Malpighi sont infestés à partir de l'hémocœle, et que les déductions de Woolever étaient bien fondées, tandis que Gibbs a dû commettre une erreur de sens de marche dans le déroulement de l'infestation primaire.

Evidemment, nous avons cherché, soit dans le jabot, le gésier et l'intestin moyen, soit dans l'hémocœle, les stades qui manquent encore à la description ci-dessus, c'est-à-dire ceux qui séparent la spore ingérée avec son germe uninucléé, de ces plasmodes protégés, fixés sur les tubes de Malpighi. Malgré nos recherches, nous n'avons pu les déceler. De même, nous n'avons pu voir de stades plasmodiaux vraiment intracellulaires, mais suivant l'incidence des coupes, on peut effectivement obtenir des images de stades intracellulaires à partir des plasmodes en voie de pénétration.

Nous déduisons, de tout ce qui précède, le cycle probable de *Nephridiophaga forficulae* : une spore uninucléée est ingérée par une Forficule. Sous l'action des sucs de la partie antérieure de l'intestin, son enveloppe est soit digérée, soit ouverte, et le germe est libéré. Il pénètre dans une cellule intestinale, la traverse, tombe dans l'hémocœle et, guidé par un tropisme, gagne les tubes de Malpighi qui sont d'ailleurs souvent accolés à l'intestin sur une certaine longueur. Pendant le trajet, le noyau germinal s'est divisé plusieurs fois, et c'est un plasmode qui se fixe à l'extérieur d'un tube. Il traverse de l'extérieur vers l'intérieur l'épithélium malpighien, peut-être en s'arrêtant au passage dans une cellule (ceci est net dans les figures de Woolever), tombe dans la lumière et se fixe à la bordure en brosse. La propagation du parasite se fait sur une grande longueur par multiplication asexuée, libérant des éléments unicellulaires. Ceux-ci se refixent aux cellules, redonnent des plasmodes qui évolueront en spores, évacuées avec les résidus digestifs de l'hôte. Le cycle peut alors recommencer.

Nous n'avons vu, comme Wollevert, et contrairement à Léger, aucun phénomène sexuel dans ce cycle, malgré l'excellente coloration des noyaux par la méthode de Delamater.

Ce cycle est peu commun mais, d'après nos observations, très vraisemblable. Trouver des stades dans l'hémocœle serait vraiment décisif pour l'adopter définitivement. Nos recherches se poursuivent dans ce sens.

Discussion

Nephridiophaga forficulae et les espèces congénériques ont été successivement classées dans les Microsporidies (*Plistophora*), dans les Mycétozoaires (*Peltomyces*), dans les Haplosporidies (*Coelosporidium*, puis *Nephridiophaga*).

Un fait est certain : ce ne sont pas des Microsporidies. L'absence de filament polaire, caractéristique des spores de ce groupe, et le cycle lui-même le prouvent suffisamment. Notons, d'ailleurs, que c'est uniquement à propos de *N. blattellae* que cette hypothèse a été émise, et à un moment où une étude électronique ne pouvait pas être réalisée. L'erreur était donc possible, car, dans les Blattes, existent diverses Microsporidies, dont une vit précisément dans les tubes de Malpighi, et les cycles des deux parasites ont pu être mêlés. Effectivement, d'après Weiser (1961), dans ces hôtes, peuvent se rencontrer *Plistophora blattae* Weiser, *Plistophora kudoï* Weiser et *Plistophora periplanetae* (Lutz et Splend.), cette dernière étant logée dans les tubes de Malpighi de *Blatta orientalis* et *Periplaneta americana*.

Nous avons trop peu de données sur les Mycétozoaires pour pouvoir comparer *Nephridiophaga* aux représentants de ce groupe.

Restent les Haplosporidies. On a souvent placé dans les Haplosporidies certains parasites difficiles à classer, mais dont la spore avait pour caractéristiques : absence de filament polaire et un seul noyau. Les recherches ultrastructurales sur les Haplosporidies, qui ont débuté par un travail de Huger (1961) peu démonstratif sur *Haplosporidium tipulae*, se sont poursuivies par les descriptions de *Haplosporidium ascidiarum* (Ormières et de Puytorac, 1968), *Minchinia nelsoni* (Perkins, 1968), *Minchinia costalis* (Perkins, 1969), diverses *Minchinia* (Rosenfield et coll., 1969) et *Urosporidium crescens* (Perkins, 1971). Il apparaît, d'après les observations ultrastructurales de Woolever (1966) et nos propres électronographies (que nous ne présentons pas ici, car elles sont en général superposables à celles de Woolever), que la spore de *Nephridiophaga* ne possède pas de couche externe de cytoplasme et surtout pas d'appareil operculaire, caractérisant les espèces déjà étudiées en microscopie électronique.

Malgré ces différences, nous pensons qu'il faut suivre Woolever (1966) et maintenir encore les *Nephridiophaga* parmi les Haplosporidies. Nous acceptons ainsi la classification de Sprague (1970), qui divise les *Haplosporida* en deux familles : les *Haplosporidiidae* (*Haplosporidium*, *Minchinia*, *Urosporidium*), possédant une spore à opercule, et les *Nephridiophagidae*, à spore sans orifice ni opercule.

Bibliographie

- CAULLERY (M.) et MESNIL (F.), 1905. — Recherches sur les Haplosporidies. *Arch. Zool. Exp. Gen.*, 4 (4), pp. 101-180.
- CRAWLEY (H.), 1905. — *Coelosporidium blattellae*, a new Sporozoan parasite of *Blattella germanica*. *Proc. Ac. Nat. Sc. Philad.*, 57, pp. 158-161.

- GANAPATI (P. N.) et NARASIMHAMURTI (C. C.), 1960. — On a new Haplosporidian (Protozoa) *Nephridiophaga xenoboli* in a Millipede *Xenobolus carnifex*. *Parasitology*, 50, pp. 581-558.
- GIBBS (A. J.), 1959. — *Coleospora binucleata* gen. nov. sp. nov., a Haplosporidian parasite found in *Gonocephalum arenarium* (Coleoptera). *Parasitology*, 49, pp. 552-558.
- HUGER (A.), 1961. — Licht- und elektronenmikroskopische Untersuchungen über eine neue Haplosporidiose von *Tipula paludosa* Meigen. *Progr. in Protoz. Prague*, pp. 506-509.
- IVANIC (M.), 1937. — Die Entwicklungsgeschichte und die parasitäre Zerstörungsarbeit einer in den Zellen der Malpighischen Gefäße der Honigbiene (*Apis mellifica* L.) schmarotzenden Haplosporidie, *Nephridiophaga apis* gen. nov., spec. nov. *La Cellule*, 45, pp. 291-324.
- I ÉGER (L.), 1909. — Sur un Mycétozoaire nouveau endoparasite des Insectes. *C.R. Ac. Sc.*, 149, pp. 239-241.
- ORMIÈRES (R.) et DE PUYTORAC (P.), 1968. — Ultrastructure des spores de l'Haplosporidie *Haplosporidium ascidiarum*, endoparasite du Tuniciere *Sydnium elegans*. *C.R. Ac. Sc.*, 266, pp. 1134-1136.
- PERKINS (F. O.), 1968. — Fine structure of the Oyster pathogen *Minchinia nelsoni* (Haplosporida Haplosporidiidae). *J. Invert. Pathol.*, 10, pp. 287-307.
- , 1969. — Electron microscope studies of sporulation in the Oyster pathogen, *Minchinia costalis* (Sporozoa, Haplosporida). *J. of Parasit.*, 55 (5), pp. 897-920.
- , 1971. — Sporulation in the Trematode hyperparasite, *Urosporidium crescens* de Turk, 1940 (Haplosporida-Haplosporidiidae). An electron microscope study. *J. of Parasit.*, 57 (1), pp. 9-23.
- PERRIN (W. S.), 1906. — Observations on the structure and life-history of *Pleistophora periplanetae* Lutz et Splendore. *Quart. J. Micr. Sc.*, 49, pp. 615-633.
- ROSENFELD (A.), BUCHANAN (L.) et CHAPMAN (G. B.), 1969. — Comparison of the fine structure of spores of three species of *Minchinia* (Haplosporida Haplosporidiidae). *J. Parasit.*, 55, pp. 921-941.
- SPRAGUE (V.), 1940. — Observations on *Coelosporidium periplanetae* with special reference to the development of the spore. *Trans. Am. Micr. Soc.*, 59, pp. 460-474.
- , 1964. — Some problems relevant to biology and taxonomy of Haplosporidia. *Abstr. 1° Congr. Int. Parasit. Rome*, n° 64-34.
- , 1970. — Recent problems of taxonomy and morphology of Haplosporidia. *Nat. Res. Inst. Univ. Maryland Contr.* n° 411.
- WEISER (J.), 1961. — Mikrosporidien als Parasiten der Insekten. *Z. and Entomol.*, 17, pp. 1-149.
- WOOLEVER (P.), 1966. — Life-history and electron Microscopy of a Haplosporidian. *Nephridiophaga blattellae* (Crawkey) n. comb. in the Malpighian tubules of the German Cockroach, *Blattella germanica* (L.). *Journ. of Protozool.*, 13 (4), pp. 622-642.