ANNALES DE PARASITOLOGIE

HUMAINE ET COMPARÉE

Tome 50

1975

N° 4

Annales de Parasitologie (Paris), 1975, t. 50, n° 4, pp. 371 à 396

MÉMOIRES ORIGINAUX

Les Microsporidies des larves de *Simulies* : systématique, données cytochimiques, pathologiques et écologiques

par J. MAURAND

*Laboratoire de Zoologie, Université des Sciences et Techniques du Languedoc,
place E.-Bataillon, F 34060 Montpellier Cedex*

Résumé.

Dix-neuf espèces de Microsporidies se répartissant chez les genres *Nosema*, *Pleistophora*, *Thelohania*, *Stempellia*, *Octosporea*, *Weiseria* et *Caudospora* sont connues actuellement comme parasites de larves de *Simulies*.

Des mucosubstances acides fixant le bleu alcian et des globules protéiniques riches en groupements -SH apparaissent au cours de la sporogonie chez diverses espèces de *Thelohania*, *Pleistophora*, *Stempellia*.

Ces Microsporidies contractent des rapports intimes avec les cellules des larves de *Simulies* du type complexe hôte-parasite et prolongent l'état larvaire tant du point de vue taille (un aspect morphologique) que du point de vue taux respiratoire (un aspect physiologique). Ceci est éminemment favorable au développement du parasite.

Le taux de parasitisme n'excède pas 8 %. Il semble indépendant de divers facteurs mésologiques (vitesse du courant, température, concentration en oxygène dissous), mais il croît avec l'âge de la population pré-imaginale du fait de la prolongation de la vie larvaire par le parasite.

Summary.

Microsporidia in *Simulium* larvae : systematic ; ecological, pathological and cytochemical data.

At present, 10 microsporidian species belonging to the genera *Nosema*, *Pleistophora*, *Thelohania*, *Stempellia*, *Octosporea*, *Weiseria* and *Caudospora* are known as parasites in Simuliids larvae.

Acid mucosubstances fixing alcian blue and proteinic granules rich in -SH groups appear during sporogony in various species of *Thelohania*, *Pleistophora*, *Stempellia*.

The microsporidan contracts intimate relations with larval host-cells of the type host-parasite complex and lengthens larval state as well for the size (a morphological aspect) as for the respiratory rate (a physiological aspect). This is a very good condition for the development of the parasite.

The incidence of parasitism does not exceed 8 %. It looks independant from various physical and chemical factors (stream velocity, temperature, oxygen concentration) but it rises with the preimaginal population-age because of the lengthening of larval life by the parasite.

Les Microsporidies sont des parasites très fréquents chez les larves de Simulies, tant par la relative régularité de leur présence que par le nombre de leurs espèces. Elles se répartissent dans les genres *Nosema*, *Pleistophora*, *Thelohania*, *Stempellia*, *Octosporea*, *Weiseria* et *Caudospora*. Ces deux derniers appartiennent en propre aux *Simuliidae* alors que les autres sont largement répandus dans les autres groupes zoologiques.

Historique.

Léger (1897) observe le premier des Microsporidies dans le corps adipeux de *Simulium ornatum*. Il retient sous le nom de *Glugea varians* une seule espèce qui apparaît sous deux formes, soit des microspores (longueur de 4 à 5 μ m) dans des pansporoblastes octosporés, soit des macrospores (longueur voisine de 8 μ m) renfermées dans des pansporoblastes polysporés. Il est évident qu'à la lumière des connaissances acquises ultérieurement sur les Microsporidies, il y a là deux espèces indiscutablement distinctes.

Lutz et Splendore (1904, 1908) distinguent sous le même nom spécifique, *Nosema simulii*, quatre formes α , β , δ , ϵ , dont deux peuvent correspondre à celles mises en évidence par Léger. Le tableau résume leurs caractéristiques :

Nombre de spores par pansporoblastes	Taille spore en μ m	Longueur du filament polaire en μ m	Remarques
8	5,5-8,5	120	homologue des macrospores de Léger ?

8	 4,5-5,5	 50	
8	 3,5	 35	homologue des microspores de Léger ?
8	 5 -5,5	 175 à 220	

Ces deux auteurs soulignent aussi que les formes α et β sont du type *Pleistophora* et δ du type *Thelohania*.

Strickland (1911) propose le nom de *Glugea polymorpha* pour trois formes avec appendices fixés sur les spores et une sans appendice. Il pensait qu'il s'agissait là d'espèces différentes mais par déférence pour l'opinion de G. N. Calkins, il considéra qu'il n'y en avait qu'une. D'autres auteurs par la suite redécouvrirent ces formes qui visiblement n'appartiennent pas au genre *Glugea* et leur donnèrent les noms suivants : pour la forme 1 avec longue cauda, *Caudospora simulii* Weiser, 1946 (espèce type) ; pour la forme 2 à courte queue, *C. brevicauda* Jamnback, 1970 et pour la forme 3 avec appendice discoïde, *C. alaskensis* Jamnback, 1970. La forme 4 est évidemment d'après Weiser (1961), *Pleistophora simulii* (Lutz et Splendore, 1904).

En 1913, Strickland crée trois nouvelles espèces distinctes par ailleurs de *Glugea* *varians*. Ce sont *Glugea bracteata*, *G. fibrata*, *G. multispora*. Les deux premières sont certainement synonymes de *Nosema simulii* γ et δ , la troisième de *N. simulii* β .

Debaisieux (1919), ignorant le travail de Strickland continue à confondre les différentes espèces, redécrit *Glugea varians* Léger dont il remplace le nom générique par celui de *Thelohania*. Il souligne les difficultés rencontrées pour faire entrer dans cette espèce unique toutes les formes de Microsporidies examinées. Il place même à part une deuxième espèce dont il ne donne malheureusement pas les dimensions sporales. Prenant finalement connaissance du travail de l'Américain Strickland, avec Gastaldi (1919) il annule son article précédent et n'hésite plus à faire éclater le groupe *Thelohania varians* en 3 espèces qu'il met en synonymie avec les 3 espèces décrites par Strickland : *Thelohania bracteata*, *T. fibrata*, *T. multispora*. Ils décrivent une espèce supplémentaire très polymorphe, *Pleistophora simulii*, formes δ et ϵ . *Thelohania varians* n'existe donc plus pour ces auteurs. En 1926, Debaisieux ajoute à ces espèces célomitiques, *Octospora simulii*, parasite relativement rare du mésentéron au niveau de sa jonction avec les tubes de Malpighi.

Jirovec (1943), dans sa révision des Microsporidies parasites des larves de *Simulium* rétablit l'espèce *Thelohania varians*, fait correspondre entre elles les différentes espèces de *Nosema*, *Thelohania* et *Pleistophora* décrites par Léger, Lutz et Splendore, Strickland, Debaisieux. Il décrit deux nouvelles espèces : *Pleistophora debaisieuxi* qui regroupe les formes δ et ϵ de *Pleistophora simulii* Debaisieux et Gastaldi, 1919 et *Nosema stricklandi*.

Weiser (1946 et 1947) ajoute un cinquième genre, *Caudospora* pour la forme 1 de *Glugea polymorpha* Strickland, 1911, aux 4 retenus par Jirovec et crée l'espèce *C. simulii*. En 1960, il décrit *Thelohania columbaczense* parasite des nymphes de *Simulium reptans columbaczense forma profundalis* récoltées dans les chutes du Danube aux Portes de Fer. Il condense dans une monographie de 149 pages les connaissances à ce

jour sur les Microsporidies d'Insectes et reconnaît 9 espèces parasites des larves de *Simulium* (1961).

Ce nombre est dépassé dès 1964 quand Doby et Saguez décrivent *Weiseria laurenti* n. g. n. sp. parasite de larves de *Prosimulium inflatum* Davies, 1957.

Baudoin et Wills (1965) ajoutent une deuxième espèce au genre *Caudospora*, *C. pennsylvanica*.

Issi en U.R.S.S., Maurand et Manier en France, signalent simultanément en 1968 la présence chez les *Simuliidae* du genre *Stempellia* avec 2 espèces très différentes l'une de l'autre, *S. rubtsovi* et *S. simulii*.

Jamnback (1970) crée trois nouvelles espèces du genre *Caudospora* et une espèce appartenant au genre *Weiseria* : *C. alaskensis*, *C. brevicauda*, *C. nasiae* et *W. sommermanae*. Mais comme nous l'avons vu plus haut, *C. brevicauda* et *C. alaskensis* correspondent aux formes 2 et 3 de *Glugea polymorpha* Strickland, 1911. Il existe encore au moins deux nouvelles espèces du genre *Caudospora*, signalées par Steinhaus (1951) et Frost et Nolan (1972) cependant sans désignation spécifique.

Gassouma (1972) enfin, définit par l'analyse biométrique et statistique de spores, cinq nouvelles espèces de *Thelohania* et deux nouvelles espèces appartenant au genre *Pleistophora*. Il est cependant dommage qu'il n'ait pas essayé de relier certaines d'entre elles à des espèces déjà existantes. Par exemple, il semble bien que les tubules fixés sur la paroi sporale de *Pleistophora tilling-bournei* (Gassouma et Ellis, 1973) soient identiques à ceux de *Pleistophora debaisieuxi* tels qu'ils ont été observés par Vavra (1965) ou par nous-mêmes (fig. 9) suggérant ainsi l'identité possible de ces deux espèces. La méthode est intéressante mais pour retenir ces sept espèces, il faudrait d'abord en généraliser l'emploi à l'identification des Microsporidies en général.

Les espèces de Microsporidies (1).

Nous conserverons donc dans cette révision la description de dix-neuf espèces de Microsporidies parasites des larves de Simulies.

Pleistophora simulii (Lutz et Splendore, 1904) Jirovec, 1943 (fig. 7, 8, 12).

Nosema simulii β Lutz et Splendore, 1904.

Glugea polymorpha (pro parte) Strickland, 1913.

Thelohania multispora (Strickland, 1913) Debaisieux et Gastaldi, 1919.

Le complexe parasitaire formé par le développement du parasite dans les cellules-hôtes présente sur coupes une différenciation centripète et chaque zone correspond sensiblement à un stade du parasite. Les spores, ovoïdes, pourvues d'une vacuole postérieure, mesurent en moyenne 4,5 μ m de long et 2-2,5 μ m de large. Le filament polaire est long d'environ 60 μ m et présente 6 tours de spires. En microscopie électronique, des structures particulières globuleuses, en écailles imbriquées apparaissent assez régulièrement entre les spores mûres (fig. 8).

(1) Nous remercions le Pr V. Sprague qui a eu l'amabilité de bien vouloir examiner avec nous certains points de taxonomie.

Weiser (1946) distingue *P. simulii forma multispora* (formation de 32 à 64 spores par pansporoblaste, spores mûres retenues groupées par la membrane pansporoblastique) de la forme normale (plus de 100 spores par pansporoblaste se séparant aisément les unes des autres). Il semble qu'il serait ici raisonnable de mieux séparer ces deux formes, ce que nous ne faisons cependant pas ici.

FIG. 1. — *Thelohania bracteata* : filament polaire expulsé (Vap. osmiques Mann-Dominici).

FIG. 2. — *T. bracteata* : mise en évidence de produits de sécrétion (Vap. osmiques Mann-Dominici).

FIG. 3-4. — *T. fibrata* : frottis frais avec Vert Janus.

FIG. 5. — *Stempellia simulii* (Bouin, Hématoxyline de Heidenhain).

FIG. 6. — *Pleistophora debaisieuxi* (Bouin, Hématoxyline de Heidenhain).

FIG. 7. — *P. simulii forma multispora* (Bouin, Hématoxyline de Heidenhain).

Cette espèce est rencontrée principalement dans le corps adipeux mais aussi dans l'hypoderme, le tube digestif (?), les glandes endocrines rétrocébrales de nombreuses espèces de larves de Simulies.

Pleistophora debaisieuxi Jirovec, 1943 (fig. 6, 9, 12).

Nosema simulii α Lutz et Splendore, 1904.

Pleistophora simulii formes δ et ϵ Debaisieux et Gastaldi, 1919.

La disposition des stades parasitaires sur les coupes est plus anarchique que pour l'espèce *Pleistophora simulii*. Le plasmode sporogonial se découpe en 16-32 sporoblastes selon une figure en étoile à branches multiples avec des invaginations cytoplasmiques (fig. 6). La spore est ovoïde, de grande taille (6 à 8 μm sur 3-4 μm), le filament polaire du type long (100 μm). Elle est sensible à la dessiccation et porte sur sa surface un fin chevelu de tubules observables en microscopie électronique (fig. 9).

P. debaisieuxi est parasite du corps adipeux de nombreuses espèces de larves de Simulies.

Stempellia rubtsovi Issi, 1968 (fig. 12).

Le nombre de spores produites par les pansporoblastes varie de 1 à 16 (1, 2, 4, 8, 16) mais les pansporoblastes les plus fréquents sont du type 2, 4, 8 (90 % des pansporoblastes). Les tailles des spores, ovoïdes et de dimensions inversement proportionnelles à leur nombre dans le pansporoblaste, varient de 5,4 à 16,3 μm pour la longueur et de 3,6 à 8,4 μm pour la largeur.

Ce parasite trouvé chez la larve de *Odagmia caucasica* Rubz. est spécifique des glandes salivaires et les détruit. Cette localisation, rare chez les Microsporidies de Simulies, mérite d'être soulignée.

• *Stempellia simulii* Maurand et Manier, 1968 (fig. 5, 10, 12, 16, 18, 22).

Les pansporoblastes forment 8, 12, 16 spores piriformes. Mais les spores mesurent, quelle que soit leur origine, 4,5 μm de long et 1,75 μm de large à la base, le filament polaire environ 20 μm . En microscopie électronique, des tubules apparaissent fixés sur la face interne de la membrane pansporoblastique avec une densité voisine de 35 au μm^2 .

Cette Microsporidie est spécifique semble-t-il de *Simulium bezzii* Corti et se développe dans le tissu adipeux interne qui réagit par une « métamorphose » totale : lyse des membranes cellulaires, néosynthèse cytoplasmique, hypertrophie puis dégénérescence nucléaire.

Les larves parasitées sont récoltées pendant la saison froide dans les petits cours d'eau des environs de Montpellier (France).

FIG. 8-11. — Les produits de sécrétion ou tubules pansporoblastiques chez quatre espèces de Microsporidies des larves de Simulies : 8. *Pleistophora simulii*, 9. *P. debaisieuxi*, 10. *Stempellia simulii*, 11. *Thelohania bracteata*. (MCH : mitochondrie de la cellule-hôte ; MP : membrane pansporoblastique ; N : noyau ; S : sécrétion ; SPB : sporoblaste ; TU : tubule).

Thelohania bracteata (Strickland, 1913) (fig. 1, 2, 11, 12, 21).

Nosema simulii γ Lutz et Splendore, 1904.

Glugea bracteata Strickland, 1913.

Thelohania bracteata (Strickland, 1913) Debaisieux et Gastaldi, 1919.

La disposition des stades parasitaires est anarchique dans le complexe hôte-parasite. Le pansporoblaste produit 8 spores ovoïdes, mais à pôles aplatis et de silhouette caractéristique. La longueur de la spore varie de 3 à 4 μm, la largeur est voisine de 2,5 μm. Un matériel lipoprotéinique abondant, apparaît au cours de la sporogonie mais disparaît pendant la maturation des spores. La tératogenèse (formation de pansporoblastes anormaux) est très rare chez cette espèce.

Thelohania bracteata est signalée dans le corps adipeux de nombreuses espèces de larves de Simulies, dans le monde entier.

Thelohania fibrata (Strickland, 1913) (fig. 3, 4, 12, 20).

Nosema simulii δ Lutz et Splendore, 1904.

Glugea fibrata Strickland, 1913.

Thelohania fibrata (Strickland, 1913) Debaisieux et Gastaldi, 1919.

Les stades parasitaires ont une disposition anarchique sur coupes. *Thelohania fibrata* se distingue de *T. bracteata* par la taille supérieure de ses cellules, la forme ovoïde et allongée des spores (6-7 μm × 3-4 μm), un matériel lipoprotéinique qui n'apparaît pas aisément en microscopie optique. Cette espèce est de ce fait particulièrement intéressante par la netteté des détails cytologiques. Le filament polaire est long (200 μm).

La formation de macrospores (autre caractère distinctif), accompagnée d'une réduction du nombre de spores dans le pansporoblaste est fréquente ; les spores « doubles », « triples » ou « quadruples » abondent.

Parasite du corps adipeux de nombreuses espèces de larves de Simulies.

Thelohania columbacense Weiser, 1960 (fig. 12).

Les spores piriformes (3-3,5 μm sur 1,5-1,8 μm) sont binucléées. Ce fait mériterait d'être confirmé, ainsi que précisée l'absence ou la présence d'une membrane pansporoblastique.

Cette Microsporidie est parasite du corps adipeux de nymphes de *Simulium reptans columbacense forma profundalis* récoltées dans le Danube aux Portes de Fer. 5 à 10 % des nymphes sont infectées.

Thelohania varians (Léger, 1897).

Glugea varians Léger, 1897.

Thelohania varians (Léger, 1897) Debaisieux, 1919 (fig. 12).

Le pansporoblaste forme 8 spores ovoïdes aplaties aux pôles, mesurant 5,5-8 μm de long sur 5-5,5 μm de large. Weiser (1961) a observé de belles mitoses chez les diplocaryons de la schizogonie.

Le tissu envahi par la microsporidie est sujet à controverse :

— Debaisieux : corps adipeux ;

— Weiser : corps adipeux, lymphocytes et œnocytes ;

— Jirovec : corps adipeux mais souvent dans les tubes de Malpighi et les glandes de la soie.

Cette espèce se trouve chez *Simulium ornatum* Meig. et *S. reptans* L.

Caudospora simulii Weiser, 1946.

Glugea polymorpha (pro parte) Strickland, 1911 (fig. 12).

Le pansporoblaste forme jusqu'à 16 sporoblastes binucléés. Le plasmode sporogonial n'est pas compris dans une membrane pansporoblastique mais bordé de vésicules (Vavra, 1968). Les spores binucléées ne renferment qu'un filament polaire (Doby et coll., 1965 ; Vavra, 1968) contrairement à ce qui a été décrit originellement. Un important développement de l'exospore forme la cauda et l'ornementation caractéristique en ailerons de la spore. Cette dernière, ovoïde, mesure 5,8 µm sur 5 µm, la cauda en moyenne 14 µm.

Caudospora simulii a été découverte dans le corps adipeux de *Simulium latipes* Meig. en Tchécoslovaquie près de Chotebor. Elle a été ensuite retrouvée au Canada et aux U.S.A. chez d'autres espèces de Simulies.

Caudospora pensylvanica Beaudoin et Wills, 1965 (fig. 12).

Cette espèce se distingue de la précédente par la forme plus allongée de la spore (5,3 µm × 3,20 µm), l'absence d'ailerons, une cauda plus longue (moyenne 23,5 µm).

Elle est parasite de la larve de *Prosimulium magnum* Dyar et Shannon en Pennsylvanie.

Caudospora alaskensis Jamnback, 1970.

Glugea polymorpha (pro parte) Strickland, 1911 (fig. 12).

La spore est ovoïde (4,6-5,5 µm × 2,9-3,5 µm), nue, à cauda rudimentaire (moins de 1,1 µm de long).

Cette espèce est récoltée en Alaska chez *Prosimulium alpestre* et au Massachusetts chez *Simulium* sp. (Strickland, 1911).

C. polymorpha (Strickland, 1911) n. comb. (fig. 12).

Glugea polymorpha (pro parte) Strickland, 1911.

Caudospora brevicauda Jamnback, 1970.

Le nom *polymorpha* fut indûment considéré par Jamnback (1970) comme *nomen oblitum*, bien qu'en accord avec la loi de priorité il doit être conservé pour l'une des formes originales. Puisqu'il n'a pas été conservé, il doit être restauré. Il n'existe pas de désinence type pour les formes de *Glugea polymorpha*. Donc, d'après l'article 74 (b) du Code, nous désignons la figure 15 de Strickland représentant la forme 2

comme lectotype (Biol. Bull. 21, planche V face à la page 338, 1911). Pour cette raison la nouvelle combinaison est donc utilisée ci-dessus.

Le plasmode sporogonial se divise en 8 sporoblastes binucléés donnant des spores ovoïdes ($4,8-6 \mu\text{m} \times 2,9-3,9 \mu\text{m}$). La cauda mesure environ 1,5 fois la longueur de la spore (soit environ $8 \mu\text{m}$). Deux nervures transversales apparaissent sur l'enveloppe de spores fixées et colorées. Jamnback a essayé de mettre en évidence un deuxième filament polaire mais il a partiellement échoué. La spore n'est probablement pourvue que d'un filament comme l'espèce-type du genre.

Parasite de *Cnephia mutata* dans l'état de New-York.

Caudospora nasiae Jamnback, 1970 (fig. 12).

Les sporoblastes se forment à partir d'un plasmode généralement octonucléé. La spore est un ovoïde allongé ($3,7-4,5 \mu\text{m} \times 2,4-3,3 \mu\text{m}$), la cauda mesure en moyenne $8,7 \mu\text{m}$.

Provenance : larves de *Simulium adersi* au Ghana.

Caudospora sp. Steinhaus, 1951.

Cette espèce est déterminée par Steinhaus dans du matériel fourni par D. M. Davies ; Parasite des larves de *Prosimulium hirtipes* (Fries) en provenance du Canada (Ontario). Pas de description.

Caudospora sp. Frost et Nolan, 1972.

Les descriptions de la schizogonie et de la sporogonie manquent aussi mais des précisions sont apportées pour la spore. La spore mesure $3,75-6,12 \mu\text{m}$ de long sur $1,75-2,87 \mu\text{m}$ de large, la cauda de $0,75$ à $1,85 \mu\text{m}$. « S.E.M. preparations indicated that the cauda is enclosed in a membrane which extends from the spore body ». Pas de bandes transversales.

Remarque : cette espèce est placée par les auteurs dans le genre *Caudospora* (titre de l'article) mais ils font aussi remarquer que ses caractères permettraient de la situer dans le genre *Weiseria*.

Parasite du corps adipeux de larves de *Cnephia mutata* en provenance du Canada (Churchills Fall, Labrador).

Weiseria laurenti Doby et Saguez, 1964 (fig. 12).

Les stades schizogoniques sont mal connus. La sporogonie débute par une cellule uninucléée qui devient un plasmode renfermant au moins 16 noyaux. Le sporoblaste est piriforme, puis se contracte et acquiert la forme caractéristique de la spore mûre en tronc de cône. La spore présente des ornements qui augmentent sa taille. La longueur — ornements comprises — varie entre 5 et $5,25 \mu\text{m}$. Le filament polaire est facilement éjecté de la spore par un traitement à l'eau oxygénée et porte alors à son extrémité apicale un sporoplasme binucléé. Longueur du filament polaire : $38 \mu\text{m}$.

FIG. 12. — Formes des spores des Microsporidies des larves de Simulies :

P.S. : *Pleistophora simulii*, P.D. : *P. debaisieuxi*, S.R. 1-2-3-4-5 : *Stempellia rubtsovi* (d'après Issi), S.S. : *S. simulii*, T.F. : *Thelohania fibrata*, T.B. : *T. bracteata*, T.V. : *T. varians* (d'après Weiser), T.C. : *T. columbacense* (d'après Weiser), C.S. : *Caudospora simulii* (d'après Weiser), C.P. : *C. pennsylvanica* (d'après Beaudoin et Wills), C.A. : *C. alaskensis* (d'après Jamnback), C.P. : *C. polymorpha* (d'après Jamnback), C.N. : *C. nasiae* (d'après Jamnback), W.L. : *Weiseria laurenti* (d'après Doby et Saguez), W.S. : *W. sommermanae* (d'après Jamnback), O.S. : *Octospora simulii* (d'après Debaisieux), N.S. : *Nosema stricklandi*.

Provenance : corps adipeux de larves de *Prosimulium inflatum* Davies, 1957 récoltées en Haute-Savoie (France).

Weiseria sommermanae Jamnback, 1970 (fig. 12).

La schizogonie montre des noyaux sous forme « diplocaryon ». La sporoblastogenèse a lieu chez des plasmodes sporogoniaux octosporés et les sporoblastes et spores sont uninucléés contrairement à ceux de l'espèce précédente. Ce point particulier mérite donc des études complémentaires chez les deux espèces de ce genre. La spore mûre, en forme de cloche, mesure $4,8-6 \mu\text{m} \times 3,4-4,8 \mu\text{m}$ et a une ornementation seulement transversale.

Provenance : larves de *Gymnops sp.* en Alaska.

Octosporea simulii Debaisieux, 1926 (fig. 12).

C'est une espèce originale parmi les espèces parasites des larves de *Simulies* en ce sens qu'elle est strictement inféodée au tube digestif. Elle envahit de une à quatre cellules intestinales au point de jonction du tube digestif avec les tubes de Malpighi ou même une cellule de la base du tube de Malpighi. Les cellules parasitées s'hypertrophient considérablement et font saillie à l'extérieur de l'épithélium.

La schizogonie est représentée par la multiplication de cellules à diplocaryons. Ces cellules se transforment en sporoblastes binucléés (sporogonie). La spore mûre est binucléée, allongée ($7,5 \mu\text{m} \times 2-3 \mu\text{m}$). Le filament polaire mesure $40 \mu\text{m}$.

Provenance : environs de Louvain (Belgique) chez *Simulium sp.*

Nosema stricklandi Jirovec, 1943 (fig. 12).

Les spores mûres, piriformes, sont binucléées. Elles mesurent $5 \mu\text{m}$ de long pour $2,5 \mu\text{m}$ de large.

Cette espèce est découverte dans des larves (espèce non précisée) récoltées dans les environs de Chôtebor (Tchécoslovaquie). Nous l'avons déterminée chez des larves de *Stegopterna emergens* en provenance du Canada.

N. stricklandi parasite le corps adipeux interne et l'assise périphérique externe. Les noyaux s'hypertrophient et dégénèrent. Chez les exemplaires examinés, les ovaires et les ébauches nymphales et imaginaires sont très développés contrairement à ce qui se passe généralement chez les larves parasitées par les autres espèces de Microsporidies.

Données cytochimiques.

Nous voulons ici insister d'abord sur la sécrétion de mucosubstances pendant la sporoblastogenèse et sur les rapports de ces substances avec les « produits de sécrétion » pansporoblastiques, ensuite sur les transformations chimiques de la paroi sporale lors de la maturation des spores. Ceci a déjà fait l'objet de travaux antérieurs (Maurand et Bouix, 1969 ; Maurand et Loubes, 1973).

Des substances bleu alcian positives à pH = 3,5 existent soit à l'extérieur, soit à l'intérieur du sporoblaste sous forme de globules dont les plus gros atteignent 1,5 μ m de diamètre (*Thelohania fibrata*, *Pleistophora debaisieuxi*, *Stempellia simulii*). Le composé ainsi révélé est en outre A.P.S.-négatif, métachromatique avec le bleu de toluidine à pH = 4,6 (métachromasie γ). Cette substance correspond très vraisemblablement à des sulfomucopolysaccharides riches en éléments électronégatifs ce qui expliquerait aussi son affinité pour le bleu luxol. Elle est absente des pansporoblastes mûrs et un complexe parasitaire âgé est bleu alcian-négatif parce qu'il a achevé la différenciation des sporoblastes. Il est donc important de connaître le degré de développement de la Microsporidie avant de conclure à l'absence de mucosubstances acides en cas de réaction négative.

Ces mucosubstances sont différentes des produits de sécrétion propres aux Microsporidies (exemple : *Thelohania bracteata*). Ces produits de sécrétion sont riches en groupements-SH et ce caractère permet d'ailleurs de les distinguer des globules protéiniques des cellules adipeuses de l'hôte. Liu et Davies (1972 *e*) estiment pourtant chez *Thelohania bracteata* que les granules de sécrétion de la Microsporidie sont des globules de la cellule-hôte emprisonnés par la membrane pansporoblastique. Mais alors nous sommes en droit de nous demander pourquoi les pansporoblastes de *Pleistophora simulii*, *P. debaisieuxi*, *Stempellia simulii* n'ont pas emprisonné ces mêmes globules puisque ces espèces se développent dans le même tissu que *Thelohania bracteata*.

Nous devons donc distinguer les mucosubstances acides (qui sont non figurées), les produits de sécrétions parasitaires pansporoblastiques révélés en microscopie électronique et les globules protéiniques de la cellule-hôte.

Les jeunes spores réagissent positivement aux tests de détection protéinique utilisés (Yasuma et Ichicawa, Danielli, Barnett et Seligman). Par contre, les spores mûres sont négatives à l'exception de celles de *Pleistophora simulii*, intensément violettes avec la réaction au D.D.D. Les réactivités peuvent donc varier avec les espèces. La « disparition » des protéines pendant la maturation des spores peut s'expliquer sur la base des conceptions de Vavra (1967) relatives à la nature de l'enveloppe sporale. L'enveloppe sporale est constituée par un complexe chitino-protéinique où les deux substances se protègent mutuellement contre leurs enzymes spécifiques. Un processus analogue (masquage) interviendrait lors des essais de détection cytochimique des protéines. Remarquons cependant que l'azo-carmin colore lui, les protéines bien qu'elles soient associées à la chitine des spores mûres de Microsporidies. Cela en fait donc une méthode de choix pour la caractérisation de ce stade.

Ultrastructure.

Nous nous contentons de donner un aperçu bibliographique sur les recherches ultrastructurales effectuées chez les Microsporidies des larves de Simulies.

Caudospora simulii est étudiée en microscopie électronique par Doby et coll. (1965) et Vavra (1968). Les images montrent en particulier que la spore est pourvue d'un seul filament polaire.

Des clichés relatifs aux espèces *Pleistophora simulii*, *P. debaisieuxi*, *Thelohania bracteata* sont fournis par Vavra (1965), Maurand (1966). Liu et coll. (1971), Liu et Davies (1972 a, b, c, 1973 a, b) appliquent la technique du cryodécapage à la Microsporidologie et décrivent la structure du pansporoblaste, la formation et la structure du polaroplaste et du filament polaire, la vacuole postérieure et l'enveloppe sporale de *Thelohania bracteata*.

Maurand et Manier (1968) complètent la description de *Stempellia simulii* par quelques images ultrastructurales.

Pathologie.

Strickland souligne dès 1911, une relation entre la microsporidiose et la larve parasitée qui est une larve malade ; il y a augmentation de la taille larvaire et retard du développement. Nous considérerons ici les relations entre les Microsporidies et les larves de *Simulies* d'un triple point de vue : influence de la microsporidiose sur le développement larvaire, relations hôte-parasite à l'échelon cellulaire, action de la microsporidiose sur une fonction physiologique, la respiration.

Influence sur le développement larvaire

L'influence sur le développement se manifeste dans la croissance de la larve, mais aussi sur des organes ou glandes sous contrôle hormonal (corps adipeux, gonades, ébauches nymphales ou imaginales).

L'aire de dispersion (fig. 13) des points définis par la largeur du fronto-clypeus et la longueur des larves saines et microsporidiées (cas de *Simulium ornatum*) met en évidence une croissance supérieure des larves malades. La représentation sous forme d'histogrammes (fig. 14) de fréquence des fronto-clypeus de ces mêmes larves fait apparaître des pics correspondant aux derniers stades larvaires sains (de la droite vers la gauche : L6, L5, L4....) mais aussi des pics correspondant aux larves malades que nous notons LVII, LVIII, LIX... La capsule céphalique étant fortement sclérifiée, cette croissance ne peut avoir lieu qu'à l'occasion des mues, ce qui explique les discontinuités dans la répartition des fronto-clypeus selon leur taille. Nous notons donc au moins quatre mues supplémentaires chez les larves de *Simulium ornatum* microsporidiées (1).

La croissance du fronto-clypeus et de l'animal en entier est isométrique jusqu'aux L4 ou L5, mais une forte allométrie minorante s'établit du L5 au L6 chez les larves saines au moment de l'accumulation des matériaux de réserves, précédant la nymphose. Chez les larves parasitées, il est remarquable de constater qu'elle est isométrique chez les LVII, LVIII, LIX... (fig. 15).

(1) Les données numériques complètes se trouvent dans Maurand 1973.

FIG. 13. — Aire de dispersion des points définis par la largeur du fronto-clypeus et la longueur des larves de *Simulium ornatum* saines et microsporidiosées (les mesures sont exprimées en unité de micromètre oculaire ; 10 unités = 0,23 mm).

Les cellules adipeuses au cours de leur différenciation se chargent de lipides dès avant le L2 ; nous détectons du glycogène au L4, les protéines n'apparaissent qu'au dernier stade larvaire. Chez les larves parasitées, l'adipocyte épargné est généralement dépourvu de protéines même chez des larves aux LVII ou LVIII. Il peut y avoir des exceptions et la cellule contient alors des réserves albuminoïdes.

FIG. 14. — Polygones de fréquences des fronto-clypeus de larves saines (trait continu) et de larves microsporidiées (trait discontinu).

FIG. 15. — Vitesses de croissance comparées de l'animal et du fronto-clypeus. (L: stade larvaire).

L'influence de la microsporidiose sur le développement des ébauches nymphales et imaginaires rappelle celle qui est exercée sur le corps adipeux. Leur développement est généralement bloqué très tôt ; elles demeurent punctiformes chez des larves géantes. Il existe là aussi des exceptions puisque des larves malades peuvent se nymphoser (Weiser, 1961).

Les gonades, dont les cellules germinales ne sont pas envahies par la Microsporidie ne disparaissent pas chez les larves parasitées. Il semble d'après nos premières observations que ce soit toujours des testicules, de taille inférieure à la taille du testicule de la larve saine. Par contre, la méiose et la spermiogénèse ont lieu chez des larves parasitées alors qu'elles ne se déroulent que pendant la nymphose chez les animaux sains. Mais il est certain que les larves parasitées prolongées sont aussi âgées que des nymphes et ainsi la spermatogénèse a-t-elle le temps de s'accomplir (*fig. 19*).

La microsporidiose retentit donc sur le développement larvaire ce qui peut expliquer en grande partie par l'action juvénilisante de l'agent pathogène (Fisher et Sanborn, 1964). Cette action se traduit par une inhibition assez générale de la différenciation du corps adipeux et de la progression des ébauches, par des mues supplémentaires de type larvaire, par une croissance isométrique du fronto-clypeus et de la longueur de l'animal malade.

Cytopathologie

Les Microsporidies de *Simulies* se localisent essentiellement dans le corps adipeux des larves (Weiser, 1961 ; Rubcov, 1966 ; Maurand, 1967 ; Maurand et Manier, 1968 a). Cependant, les espèces *Stempellia rubtsovi* et *Octosporea simulii* sont inféodées respectivement aux glandes de la soie et à la partie postérieure du mésentéron (Issi, 1968; Debaisieux, 1926). En outre, les espèces coelomiques débordent du corps adipeux et se développent dans les hémocytes, les cellules péricardiales, l'hypoderme, les glandes endocrines rétro-cérébrales même.

Le complexe hôte-parasite formé par l'association du corps adipeux avec *Stempellia simulii* est un des plus caractéristiques et a une évolution lente. Une néoformation de cytoplasme est importante et la cellule adipeuse, différenciée, perd ses réserves, le corps gras devient syncytial. Les stades végétatifs, cellules à diplocaryons, se multiplient et repoussent vers le centre du complexe, pansporoblastes et spores mûres. La maturation est centripète (*fig. 16, 18*).

Le cytoplasme de la cellule-hôte disparaît progressivement au cours du développement du parasite. Les stades jeunes (schizontes, jeunes sporontes) sont entourés par un cytoplasme abondant, les pansporoblastes en cours de maturation resserrés dans les mailles d'un filet cytoplasmique, les pansporoblastes mûrs en contact les uns avec les autres. L'étude ultrastructurale de ce cytoplasme (*fig. 22*) montre une richesse particulière en mitochondries à crêtes et en réticulum endoplasmique — d'où l'aspect fibrillaire en microscopie photonique — Ce tissu néoformé n'existe pas chez les larves saines. Il est bien d'origine hôte, puisque les Microsporidies ne semblent pas présenter de mitochondries.

Les noyaux-hôtes augmentent considérablement de volume (leur diamètre passe de 6 à 40 μ m), des chromosomes géants polyténiques apparaissent (*fig. 17*). Les nucléoles se fragmentent, le noyau devient pycnotique, des figures amitotiques apparaissent. En un stade ultérieur de la dégénérescence, l'enveloppe nucléaire se lyse et les nucléoles sont éparés au milieu des spores mûres.

FIG. 16. — *Stempellia simulii*; complexe formé par l'invasion du corps adipeux par le parasite.

FIG. 17. — Noyau hypertrophié d'une cellule adipeuse parasitée par *Stempellia simulii*.

FIG. 18. — Détails du complexe formé avec *S. simulii*: noyaux-hôtes hypertrophiés (NCH), schizontes alignés (SCH), pansporoblastes mûrs (PAN).

FIG. 19. — Le testicule d'une larve parasitée renferme des spermatozoïdes (flèche).

FIG. 20. — Complexe hôte-parasite formé avec *Thelohanfia fibrata*.

FIG. 21. — Complexe hôte-parasite formé avec *T. bracteata*.

(16, 17, 18, 19, 21: Bouin-Hématoxyline de Heidenhain; 20: Carnoy azan de Heidenhain).

FIG. 22. — Tissu réactionnel dans le corps adipeux envahi par *Stempellia simulii* : noter la richesse particulière en réticulum endoplasmique. (MCH : mitochondrie de cellule-hôte ; MP : membrane pansporoblastique ; RE : réticulum endoplasmique ; SPB : sporoblaste).

Ainsi l'énorme masse protoplasmique (noyaux hypertrophiés, cytoplasme riche en réticulum endoplasmique et mitochondries) est progressivement dissoute par le parasite. Dans un complexe parasitaire âgé, une mince enveloppe retient les spores. La mort de la larve survient quand les spores rompant cette fragile barrière envahissent l'organisme. La modification de l'équilibre à l'intérieur du complexe parasitaire entre l'hôte et la Microsporidie dans le sens d'une dominance du parasite exprime le pouvoir pathogène de la Microsporidie.

Le développement des complexes parasitaires formés avec *Thelohania bracteata*, *T. fibrata*, *Pleistophora debaisieuxi* semble relever du même processus mais l'évolution étant rapide, les stades de jeunesse nous échappent souvent. On peut observer cependant, çà et là, des restes de protoplasme réactionnel, des noyaux-hôtes hypertrophiés (fig. 20, 21). Liu et Davies (1972 *d, e*) montrent, en microscopie électronique dans des complexes âgés formés avec *Thelohania bracteata*, que les échanges noyau-cytoplasme de l'hôte sont réduits, les pores nucléaires étant en effet de grand diamètre et peu nombreux. Les modifications du cytoplasme portent sur une augmentation du nombre des mitochondries et leur diminution de taille, la raréfaction d'un réticulum

endoplasmique non vésiculeux. Nous avons déjà discuté le problème des relations entre les granules pansporoblastiques et les granules protéiniques de la cellule-hôte lorsqu'ils existent, dans le paragraphe intitulé « Cytochimie ».

Influence des microsporidioses sur la respiration larvaire

Des études personnelles (Boemare et Maurand, à paraître) nous ont permis de mesurer l'intensité respiratoire horaire (Ir/h) de larves saines aux trois derniers stades, de nymphes et de larves parasitées avec le respiromètre « Gilson ».

Le graphique 23 montre l'évolution de l'Ir/h de dix animaux sains pendant la fin de la vie préimaginale et de dix animaux parasités aux stades LVII et LVIII. Nous

FIG. 23. — Evolution de l'intensité respiratoire horaire de 10 animaux (*Simulium bezzii*) en fonction du stade. (L 4, L 5, L 6, Ny.: larves de 4^e, 5^e et 6^e stades, nymphes saines ; Micro : animaux microsporidiés).

voyons que l'Ir/h des animaux malades est égale à celle des L6 et que ces larves prolongées ne présentent pas la chute d'Ir/h caractéristique de l'entrée en nymphose. La figure 24 révèle qu'à poids égal, les larves malades respirent moins que les larves saines et ceci dans une proportion d'environ 15 à 20 %. La microsporidiose a donc un effet modérateur sur la respiration des larves malades mais empêche la baisse importante caractéristique de la nymphose. Il est, par contre, bien évident que chez les larves parasitées, nous ne pouvons distinguer la part de la consommation qui revient à la larve de celle qui revient au parasite. En outre, le parasite en phase d'expansion végétative consomme plus d'oxygène que s'il est sous forme de spores dont la consommation est très faible (Cerkasovova et coll., 1972).

FIG. 24. — Consommation d'oxygène horaire de 10 larves en fonction de leur poids. (L 4, L 5, L 6, Ny.: larves de 4^e, 5^e, 6^e stades, nymphes saines ; Micro.: animaux microsporidiés).

Conclusions

De ces quelques remarques concernant la pathologie des Microsporidies chez les larves de Simulies, il ressort que la Microsporidie qui contracte des rapports intimes avec les cellules des larves de Simulies, du type complexe hôte-parasite, prolonge l'état larvaire tant du point de vue taille (un aspect morphologique) que du point de vue taux respiratoire (un aspect physiologique). Ceci est éminemment favorable au développement du parasite.

Les Microsporidies dans le Milieu

Nous avons suivi régulièrement deux stations à larves de Simulies de la région montpelliéraine (Hérault, France). L'une est permanente tout au long de l'année et visitée mensuellement, l'autre est temporaire et présente des périodes d'assèchement de quelques semaines à plusieurs mois. Cette dernière est visitée hebdomadairement quand le ruisseau est en eau. Nous avons ainsi effectué 36 prélèvements dont 22 ont fourni des larves et examiné 4 500 individus (moyenne par récolte : 200) pour la détection de microsporidioses.

Le taux de parasitisme s'élève à 3,3 % (intervalle de confiance pour un risque de 5 % : 2,7-3,8). Mais les comptages de larves parasitées portant essentiellement sur des larves âgées à partir du 4^e stade, il convient donc de doubler ce taux qui ne peut cependant dépasser 8 % dans le cas limité de nos observations.

La comparaison des variations de la parasitémie avec les variations des facteurs mésologiques (vitesse du courant, concentration en oxygène dissous, température de l'eau) ne met pas en évidence une quelconque relation de cause à effet. Par contre, la relation est indiscutable — et ceci est observé à la station temporaire où à chaque assèchement il y a élimination de la population simuliennne larvaire — entre le taux de parasitisme et l'âge de la population larvaire (*fig. 25*). Le taux de parasitisme augmente

FIG. 25. — Le taux de parasitisme augmente avec l'âge de la population larvaire. (I = larves à ébauches nulles ou non jointives ; II = L 6 immatures ; III = L 6 mûres ; IV = nymphes ; M = larves microsporidiosées ; 1, 2, 3..., 10 : récoltes successives au cours d'un cycle inondation-assèchement à la station du Lirou-France).

avec l'âge de la population parce que nous sommes alors en mesure de déceler l'infection, les plus forts pourcentages étant notés chez des populations résiduelles où la majorité des larves saines s'est nymphosée. Le taux de parasitisme n'est donc significatif que pendant la phase de jeunesse de la population mais il est alors très faible, inférieur à 10 %.

Nous vérifions aussi sur le terrain, un des résultats essentiels de l'étude biométrique des larves malades : la prolongation de la vie larvaire par rapport à celle des larves saines. Il peut arriver ainsi qu'une espèce de larve ne soit représentée dans un biotope que par des animaux malades, les sains ayant achevé leurs métamorphoses. La microsporidiose permet ici la survivance de l'hôte à l'état larvaire au-delà de la durée de vie normale. Il y a un phénomène analogue à celui déjà décrit au niveau cellulaire

par Pavan et coll. (1969) où les cellules des glandes salivaires parasitées persistent chez l'imago de *Rhynchosciara angelae* alors qu'elles disparaissent normalement pendant la nymphose de l'animal sain.

Cette étroite dépendance du parasite à l'hôte donne quelque consistance à une conception héréditaire de la transmission de ces microsporidies. Weiser (in Vavra, 1970), Jamnback (1973) n'ont pas réussi la transmission expérimentale du parasite. De même, l'alternance d'inondations et d'assèchements à la station temporaire montre l'impossibilité d'une conservation de l'infection uniquement par voie buccale. En effet, depuis Kramer (1960) on a pu constater sous le microscope que les spores desséchées de beaucoup d'espèces dévaginrent le filament lors de leur réhydratation. On assisterait donc dans ce cas, à la perte de tous les sporoplasmes alors que les œufs de Simulies ne sont pas encore pondus par les femelles de l'insecte. Des recherches complémentaires sont donc nécessaires pour comprendre les mécanismes de transmission et prouver l'existence de tel ou tel type de transmission dont l'un pourrait être héréditaire.

L'éventail des hôtes pour chacune des espèces de Microsporidies est relativement ouvert si on considère l'ensemble des publications dans les diverses parties du Monde. Cette spécificité, semble-t-il assez élastique, pourrait être plus étroite pour certaines espèces dont *Stempellia simulii* inféodée jusqu'à présent à *Simulium bezzii* Corti. Mais là encore, des travaux ultérieurs sont indispensables car les seules déterminations de l'hôte et du parasite ne suffisent pas à prouver la présence ou l'absence de spécificité parasitaire.

Liste des Microsporidies de Simulies (19 espèces)

Ordre des *Pansporoblastina* Tuzet et coll., 1971.

- Genre *Pleistophora* Gurley, 1893

1. — *P. simulii* (Lutz et Splendore, 1904) (*Zbl. Bakteriolog. Parasitenkunde Infekt. Krankh. Hyg.*, I, 36, 645-650).
2. — *P. debaisieuxi* Jirovec, 1940 (*Zool. Anz.*, 142, 173-179).

- Genre *Stempellia* Léger et Hesse, 1910

3. — *S. rubtsovi* Issi, 1968 (*Acta Protozool.*, 6, 345-352).
4. — *S. simulii* Maurand et Manier (*Protistologica*, 3, 445-449).

- Genre *Thelohania* Henneguy, 1892

5. — *T. bracteata* (Strickland, 1913) (*J. Morphol.*, 24, 43-95).
6. — *T. fibrata* (Strickland, 1913) (*J. Morphol.*, 24, 43-95).
7. — *T. columbaczense* Weiser, 1960 (*Vest. Csl. Zool. Spol.*, 24, 196-198).
8. — *T. varians* (Léger, 1897) (*C.R. Acad. Sci.*, 125, 260-262).

Ordre des *Apansporoblastina* Tuzet et coll., 1971.

- Genre *Caudospora* Weiser, 1946

9. — *C. simulii* Weiser, 1946 (*Vest. Csl. Zool. Spol.*, 10, 245-272).
10. — *C. pennsylvanica* Beaudoin et Wills, 1965 (*J. Invertebr. Pathol.*, 7, 152-155).

11. — *C. alaskensis* Jamnback, 1970 (*J. Invertebr. Pathol.*, 16, 3-13).
12. — *C. polymorpha* n. comb.
13. — *C. nasiae* Jamnback, 1970 (*J. Invertebr. Pathol.*, 16, 3-13).
14. — *C. sp.* Steinhaus, 1951 (*Hilgardia*, 20, 629-678).
15. — *C. sp.* Frost et Noland, 1972 (*Canad. J. Zool.*, 50, 1363-1366).
- Genre *Weiseria* Doby et Saguez, 1964
 16. — *W. laurenti* Doby et Saguez, 1964 (*C.R. Acad. Sci.*, 259, 3614-3617).
 17. — *W. sommermanae* Jamnback, 1970 (*J. Invertebr. Pathol.*, 16, 3-13).
- Genre *Octosporea* Flu, 1911
 18. — *O. simulii* Debaixieux, 1926 (*Ann. Soc. Sci. Bruxelles*, 46, 594-601).
- Genre *Nosema* Nägeli, 1857 emend. Cali, 1970.
 19. — *N. stricklandi* Jirovec, 1943 (*Zool. Anz.*, 142, 173-179).

Bibliographie

- BEAUDOIN (R.) et WILLS (W.), 1965. — A description of *Caudospora pennsylvanica* sp. n. (*Caudosporidae*, *Microsporidia*) a parasite of the larvae of the black fly *Prosimulium magnum* Dyar and Shannon. *J. Invertebr. Pathol.*, 7, 152-155.
- BOEMARE (N.) et MAURAND (J.). — Recherches sur le métabolisme respiratoire des larves de Simulies saines et atteintes de microsporidies (*à paraître*).
- CERKASOVVA (A.), VAVRA (J.) et WEISER (J.), 1972. — Respiratory activity of microsporidian spores. *J. Protozool.*, suppl. 19, 75.
- DEBAIXIEUX (P.), 1919. — Microsporidies parasites des larves de *Simulium*: *Thelohania varians*. *Cellule*, 30, 47-79.
- DEBAIXIEUX (P.), 1926. — A propos d'une Microsporidie nouvelle *Octosporea simulii*. *Ann. Soc. Sci., Bruxelles*, 46, 594-601.
- DEBAIXIEUX (P.) et GASTALDI (L.). — Les Microsporidies parasites des larves de Simulies. *Cellule*, 30, 187-213.
- DOBY (J. M.) et SAGUEZ (F.), 1964. — *Weiseria*, genre nouveau de Microsporidies et *Weiseria laurenti* n. sp. parasites des larves de *Prosimulium inflatum* Davies, 1957 (Dipt. Paranématocères). *C.R. Acad. Sci. (Paris)*, 259, 3614-3617.
- DOBY (J. M.), VAVRA (J.), WEISER (J.) et BEAUCOURNU-SAGUEZ (F.), 1965. — Complément à l'étude de la morphologie et du cycle évolutif de *Caudospora simulii*. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 90, 393-399.
- FISCHER (F. M. Jr) et SANBORN (R. C.), 1964. — *Nosema* as a source of juvenile hormone in parasitized insects. *Biol. Bull. U.S.A.*, 126, 235-252.
- FROST (S.) et NOLAN (R. A.), 1972. — The occurrence and morphology of *Caudospora sp.* (*Protozoa Microsporida*) in Newfoundland and Labrador blackfly larvae (Dipt. Simuliidae). *Canad. J. Zool.*, 50, 1363-1366.
- GASSOUMA (M. S. S.), 1972. — Microsporidian parasites of *Simulium ornatum* Mg. in South England. *Parasitology*, 65, 27-45.
- GASSOUMA (M. S. S.) et ELLIS (D. S.), 1973. — The ultrastructure of sporogonic stages and spores of *Thelohania* and *Plistophora* (*Microsporida*, *Nosematidae*) from *Simulium ornatum* larvae. *J. Gen. Microbiol.*, 74, 33-43.

- ISSI (I.), 1968. — *Stempellia rubtsovi* (Microsporidia, Nosematidae) a microsporidian parasite of *Odagmia caucasica* larvae (Diptera, Simuliidae). *Acta Protozool.*, 6, 345-352.
- JAMNBACK (H. A.), 1970. — *Caudospora* and *Weiseria*, two genera of Microsporidia parasitic in black-flies. *J. Invertebr. Pathol.*, 6, 3-13.
- JAMNBACK (H. A.), 1973. — Recent developments in control of blackflies. *Ann. Rev. Entomol.*, 18, 281-304.
- JIROVEC (O.), 1943. — Revision der in *Simulium* parasitierenden mikrosporidien. *Zool. Anz.*, 142, 173-179.
- KRAMER (J. P.), 1960. — Observations on the emergence of the microsporidian sporoplasm. *J. Insect Pathol.*, 2, 433-439.
- LEGER (L.), 1897. — Sur une nouvelle Myxosporidie de la famille des Glugéidées. *C.R. Acad. Sci. (Paris)*, 125, 260-262.
- LIU (T. P.) et DAVIES (D. M.), 1972 a. — Fine structure of frozen-etched spores of *Thelohania bracteata* emphasizing the formation of the polaroplast. *Tissue and Cell*, 4, 1-10.
- LIU (T. P.) et DAVIES (D. M.), 1972 b. — Fine structure of developing spores of *Thelohania bracteata* (Strickland, 1913) (Microsporidia, Nosematidae) emphasizing polar filament formation. *J. Protozool.*, 19, 461-469.
- LIU (T. P.) et DAVIES (D. M.), 1972 c. — Organization of frozen-etched *Thelohania bracteata* (Strickland, 1913) (Microsporidia, Nosematidae) emphasizing the fine structure of the posterior vacuole. *Parasitology*, 64, 341-345.
- LIU (T. P.) et DAVIES (D. M.), 1972 d. — Ultrastructure of the nuclear envelope from blackfly fat body cells with and without microsporidian infection. *J. Invertebr. Pathol.*, 20, 176-182.
- LIU (T. P.) et DAVIES (D. M.), 1972 e. — Ultrastructure of the cytoplasm in fat body cells of the blackfly *Simulium vittatum* with microsporidian infections; a freeze-etching study. *J. Invertebr. Pathol.*, 19, 208-214.
- LIU (T. P.) et DAVIES (D. M.), 1973 a. — Ultrastructural architecture and organization of the spore envelope during development in *Thelohania bracteata* (Strickland, 1913) after freeze-etching. *J. Protozool.*, 20, 622-630.
- LIU (T. P.) et DAVIES (D. M.), 1973 b. — Ultrastructure of the frozen-etched polar-filament in a microsporidian *Thelohania bracteata* (Strickland, 1913). *Can. J. Zool.*, 51, 217-219.
- LIU (T. P.), DARLEY (J. J.) et DAVIES (D. M.), 1971. — Preliminary observations on the fine structure of the pansporoblast of *Thelohania bracteata* (Strickland, 1913) (Microsporidia, Nosematidae) as revealed by freeze-etching electron microscopy. *J. Protozool.*, 18, 592-596.
- LUTZ (A.) et SPLENDRE (A.), 1904. — Ueber Pebrine und Verwandte Mikrosporidien. Nachtrag zur ersten mitteilung. *Zbl. Bakteriologie. Parasitenkunde. Infekt. Krankh. Hyg.*, 36, 645-650.
- LUTZ (A.) et SPLENDRE (A.), 1904. — Über Pebrine und Verwandte Mikrosporidien. Zweite mitteilung. *Centr. Bak. I, orig. Zbl. Bakteriologie. Parasitenkunde. Infekt. Krankh. Hyg.*, 46, 311-315.
- MAURAND (J.), 1966. — *Plistophora simulii* (Lutz et Splendore, 1904), Microsporidie parasite des larves de Simulies: cycle, ultrastructure, ses rapports avec *Thelohania bracteata* (Strickland, 1913). *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 91, 621-629.

- MAURAND (J.), 1967. — Relations Microsporidies-larves de Simulies : spécificité parasitaire d'hôte ; spécificité parasitaire tissulaire. *Ann. Parasit. hum. comp.*, 42, 285-290.
- MAURAND (J.), 1973. — Recherches biologiques sur les Microsporidies des larves de Simulies. *Thèse Sciences*, Montpellier.
- MAURAND (J.) et BOUIX (G.), 1969. — Mise en évidence d'un phénomène sécrétoire dans le cycle de *Thelohania fibrata* (Strickland, 1913), Microsporidie parasite des larves de *Simulium*. *C.R. Acad. Sci. (Paris)*, 269, 2216-2218.
- MAURAND (J.) et LOUBES (C.), 1973. — Recherches cytochimiques sur les Microsporidies. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 98, 373-383.
- MAURAND (J.) et MANIER (J.-F.), 1968 a. — Actions histopathologiques comparées de parasites coelomiques de larves de Simulies (Chytridiales, Microsporidies). *Ann. Parasit. hum. comp.*, 43, 79-85.
- MAURAND (J.) et MANIER (J.-F.), 1968 b. — Une Microsporidie nouvelle pour les larves de Simulies. *Protistologica*, 3, 445-449.
- PAVAN (C.), PERONDINI (A. L. C.) et PICARD (T.), 1969. — Changes in chromosomes and in development of cells of *Sciara acellaris* induced by microsporidian infection. *Chromosoma*, 28, 328-345.
- RUBCOV (I. A.), 1966. — *En Russe*. Rapports réciproques entre l'hôte et le parasite. Réponses des *Simuliidae* aux Microsporidies. *Zh. Obshch. Biol. S.S.S.R.*, 27, 647-661.
- STEINHAUS (E. A.), 1951. — Report on diagnosis of diseased insects 1944-50. *Hilgardia*, 20, 629-678.
- STRICKLAND (E. H.), 1911. — Some parasites of *Simulium* larvae and their effect on the development of the host. *Biol. Bull.*, 21, 302-338.
- STRICKLAND (E. H.), 1913. — Further observations on the parasites of *Simulium* larvae. *J. Morphol.*, 24, 43-95.
- VAVRA (J.), 1965. — Etude au microscope électronique de la morphologie et du développement de quelques Microsporidies. *C.R. Acad. Sci. (Paris)*, 261, 3467-3470.
- VAVRA (J.), 1967. — Hydrolyse enzymatique des spores de Microsporidies. *J. Protozool.*, 14, suppl. 49.
- VAVRA (J.), 1968. — Ultrastructural features of *Caudospora simulii* Weiser (Protozoa, Microsporidia). *Folia Parasitol.*, 15, 1-9.
- WEISER (J.), 1946. — Studie o mikrosporidíách z larev hmyzu nasich vod. *Vest. Ceskosl. Spol. Zool.*, 10, 245-272.
- WEISER (J.), 1947. — *Caudospora simulii* n. g., n. sp., Microsporidie parasite des larves de *Simulium*. *Ann. Parasit. hum. comp.*, 22, 11-15.
- WEISER (J.), 1960. — *Thelohania columbaczenae* n. sp., a new microsporidian of *Simulium reptans columbaczenae* (Dipt. Simuliidae). *Vest. Ceskosl. zool. spol.*, 24, 196-198.
- WEISER (J.), 1961. — Die Mikrosporidien als parasiten der Insekten. *Monogr. Angew. Entomol.*, 17, 149 p.
-