

**ONCOMIRACIDIUM, MORPHOGENÈSE DU HAPTEUR
ET ULTRASTRUCTURE DU SPERMATOZOÏDE
DE *PSEUDODACTYLOGYRUS ANGUILLAE*
(YIN et SPROSTON, 1948) GUSSEV, 1965**

(Monogenea, Monopisthocotylea, Pseudodactylogyridae n. fam.)

N. LE BRUN*, A. LAMBERT* et J.-L. JUSTINE**

RÉSUMÉ. Les Monogènes récoltés chez l'Anguille *Anguilla anguilla* dans les eaux douces du Sud-Est de la France sont assimilés à *Pseudodactylogyrus anguillae* d'après les caractères morpho-anatomiques de l'adulte. La chétotaxie, les cellules ciliées, le système excréteur et le haptor de l'oncomiracidium sont décrits pour la première fois. L'ultrastructure du spermatozoïde montre un seul axonème et aucun microtubule cortical. Ces données confirment l'appartenance de ce Monogène au type Dactylogyridea. La position spécifique de *P. anguillae* est discutée. Une étude morphologique comparée du développement post-larvaire chez les Dactylogyridea nous amène à proposer une nouvelle famille, les Pseudodactylogyridae, pour ces Monogènes d'Anguilliformes.

Oncomiracidium, morphogenesis of the haptor, and ultrastructure of the spermatozoon of *Pseudodactylogyrus anguillae* (Yin et Sproston, 1948) Gussev, 1965 (Monogenea, Monopisthocotylea, Pseudodactylogyridae n. fam.).

SUMMARY. Monogeneans were obtained from the Eel, *Anguilla anguilla* from fresh water in southeastern France ; on the basis of adult morphology they were identified as *Pseudodactylogyrus anguillae*. The chaetotaxy, ciliated cells, excretory system and haptor of the oncomiracidium are described for the first time. The ultrastructure of the spermatozoon shows a single axoneme and no cortical microtubules. These data confirm the position of this species within the Dactylogyridea. The specific status of *P. anguillae* is discussed. A comparative morphological study of the post-larval development of the haptor in the Dactylogyridea lead us to propose the new family Pseudodactylogyridae for these Monogeneans of Anguilliformes.

1 - Introduction

En 1965, Gussev crée le genre *Pseudodactylogyrus* pour y regrouper deux Monogènes branchiaux de l'Anguille : *Dactylogyrus bini*, Kikuchi, 1929 et *Dactylogyrus*

* Laboratoire de Parasitologie Comparée (Unité Associée au C.N.R.S. 698), Université des Sciences et Techniques du Languedoc, place Eugène-Bataillon, F 34060 Montpellier Cedex.

** Laboratoire des Vers, Muséum National d'Histoire Naturelle, 61, rue de Buffon, F 75231 Paris Cedex 05.

Accepté le 18 novembre 1985.

anguillae, Yin et Sproston, 1948 qui présentent, contrairement aux autres espèces de *Dactylogyrus*, une paire de hamuli orientés ventralement ; de plus, le sclérite « R » associé au crocheton II (nomenclature Euzet et Prost, 1978) est absent.

En 1976, une nouvelle espèce, *Pseudodactylogyrus microrchis* est décrite par Ogawa et Egusa chez l'Anguille européenne, *Anguilla anguilla* ; mais elle sera mise en synonymie avec *Pseudodactylogyrus anguillae* (Ogawa *et al.*, 1985) suite aux observations de Imada et Muroga (1977).

Avec la description de *Pseudodactylogyrus haze*, Ogawa, 1985, chez *Acanthogobius flavimanus*, le spectre d'hôtes, jusqu'ici limité aux Anguilliformes, s'élargit aux Gobiidae.

En 1984, nous signalons pour la première fois en France la présence du genre *Pseudodactylogyrus* chez *A. anguilla*, dans de nombreuses rivières littorales du golfe du Lion, ainsi que dans certains étangs de Camargue (Lambert *et al.*, 1984).

Pour discuter des problèmes systématiques que pose ce genre, nous reprenons, dans ce travail, l'étude morphologique et biométrique de l'adulte, et donnons la description originale de l'oncomiracidium. Enfin, certains aspects de l'ultrastructure de la spermiogenèse et du spermatozoïde ont été étudiés.

2 - Matériel et méthodes

Les hôtes ont été capturés par pêche électrique dans divers cours d'eau du Languedoc-Roussillon (S.E. de la France). Après dissection des branchies, les Monogènes sont détachés et observés entre lame et lamelle. Les pièces sclérifiées sont dessinées à la chambre claire (Wild M 20). Les mensurations effectuées sont celles définies par Ogawa et Egusa (1976) (*fig. 1B*).

Les oncomiracidiums ont été obtenus expérimentalement à partir d'œufs pondus spontanément par des adultes fraîchement détachés et isolés dans une coupelle d'eau douce filtrée. Au bout d'une douzaine d'heures, les adultes sont retirés et l'eau est renouvelée quotidiennement jusqu'à l'éclosion ; celle-ci intervient au bout de 4 à 6 jours d'incubation à la température du laboratoire (22° C).

L'étude de la morphologie générale et du haptéur a été faite sur des larves observées *in vivo*. Les imprégnations argentiques ont été réalisées selon la méthode décrite par Lambert (1980a) : imprégnation directe par une solution de AgNO_3 à 6 %, révélation à la lumière solaire, rinçage et montage direct dans une gomme au chloral (Liquide de Faure). Les larves sont dessinées immédiatement à la chambre claire (Wild M 20).

Pour les observations spermatologiques, les vers vivants ont été fixés dans du glutaraldéhyde à 2,5 % dans un tampon cacodylate de sodium 0,1 M, saccharose 0,1 M ; CaCl_2 0,2 mM à pH 7,2 à 4° C pendant 1 heure, puis envoyés dans le fixateur à Dakar, où ils ont subi le reste du processus, selon la méthode de Justine et Mattei (1983). Les observations ont été réalisées avec le microscope électronique Siemens Elmiskop 101, du service de Microscopie Électronique de l'Université de Dakar.

3 - Observations

a - Morphoanatomie de l'adulte

Au point de vue anatomique, nos observations confirment les descriptions de Gussev (1965) et d'Ogawa et Egusa (1976). Nous avons concentré notre attention sur l'étude morphologique et biométrique du haptéur, dont le caractère particulier a justifié la création du genre *Pseudodactylogyrus*.

Les hamuli, orientés ventralement, présentent la particularité d'être articulés au niveau de la garde, dont l'extrémité, repliée à angle droit au-dessus de la barre transversale, détermine la formation d'un bourrelet, donnant à l'ensemble du haptéur une allure concave, (*fig. 1A et D*).

Les 14 crochets, de type larvaire, présentent également une orientation ventrale, ou latéro-ventrale.

Les mesures effectuées sur les pièces sclérifiées ne révèlent aucune différence significative entre notre matériel et *P. anguillae*, ainsi que le montre le *tableau I*. Les seules différences biométriques se manifestent au niveau du testicule et de l'ovaire, et notamment de leur rapport de taille : chez *P. anguillae* au Japon, le testicule est plus volumineux que l'ovaire, alors que c'est l'inverse pour notre matériel. C'est essentiellement sur ce critère qu'Ogawa et Egusa (1976) établirent une distinction entre *P. anguillae* et *P. microrchis*. Mais Imada et Muroga (1977) mentionnèrent par la suite une forte variabilité dans la dimension de ces organes et mirent en doute sa valeur en tant que critère discriminant.

A la suite de leurs observations, une analyse statistique détaillée des tailles respectives du testicule et de l'ovaire chez différentes populations de *Pseudodactylogyrus* a finalement conduit Ogawa *et al.*, (1985) à mettre en synonymie *P. anguillae* et *P. microrchis*.

Ceci montre qu'à défaut d'autres critères, seules les dimensions et la morphologie des pièces sclérifiées (haptorales et génitales) ont une valeur taxinomique, et permettent de distinguer, chez les Anguilliformes, deux espèces de *Pseudodactylogyrus* :

— *P. bini* (Kikuchi, 1929) Gussev, 1965

et

— *P. anguillae* (Yin et Sproston, 1948) Gussev, 1965.

C'est à cette dernière que correspond notre matériel.

b - Étude de la larve

1. — Le haptéur (*fig. 2B*).

Le haptéur larvaire est formé de 14 crochets (15 μ m) orientés ventralement. Les ébauches des hamuli (32 μ m), orientées ventralement, sont visibles au niveau du tiers postérieur du corps. Elles semblent noyées dans une structure qui pourrait

TABLEAU I.

Localité		<i>P. anguillae</i>	<i>P. anguillae</i>
		Aichi préf. Japon d'après Ogawa et Egusa, 1976	Languedoc Roussillon
Hôte		<i>A. anguilla</i>	<i>A. anguilla</i>
Longueur du corps		582-1 168 (768)	770-1 280 (1 038)
Largeur du corps		150-214 (203)	180-320 (231)
Pièce accessoire du cirre		28- 38 (34)	28- 46 (39)
TESTICULE	Longueur	101-225 (137)	60-155 (105)
	Largeur	68-112 (87)	50-130 (81)
OVAIRE	Longueur	36- 92 (53)	78-180 (119)
	Largeur	43- 70 (57)	72-165 (102)
H	a	103-121 (113)	94-118 (109)
A	b	91-105 (99)	92-105 (97)
P	c	67- 84 (75)	54- 82 (75)
P	d	8- 14 (11)	8- 19 (11)
T	HAMULI e	54- 77 (62)	45- 78 (62)
E	f	32- 34 (30)	21- 40 (30)
E	g	42- 48 (40)	30- 50 (40)
U	BARRE TRANSVERSALE	48- 64 (54)	48- 60 (51)
R	CROCHETONS	14- 16 (15)	11- 18 (15)

Toutes les dimensions sont en μm .

Les moyennes sont entre parenthèses.

correspondre à un (ou plusieurs) onchoblastes. Cette formation est encore visible chez les jeunes post-larves (Imada et Muroga, 1978).

2 — Les cellules ciliées (fig. 2, A et B)

Elles se répartissent en 4 zones :

— une zone céphalique de 27 cellules (13 cellules dorsales, 6 cellules latérales et 8 cellules ventrales) ;

— deux zones pleurales symétriques de 10 cellules chacune ;

— une zone haptorale de 16 cellules, qui se répartissent en une couronne externe de 8 cellules, une couronne interne de 6 cellules et un groupe central de 2 cellules.

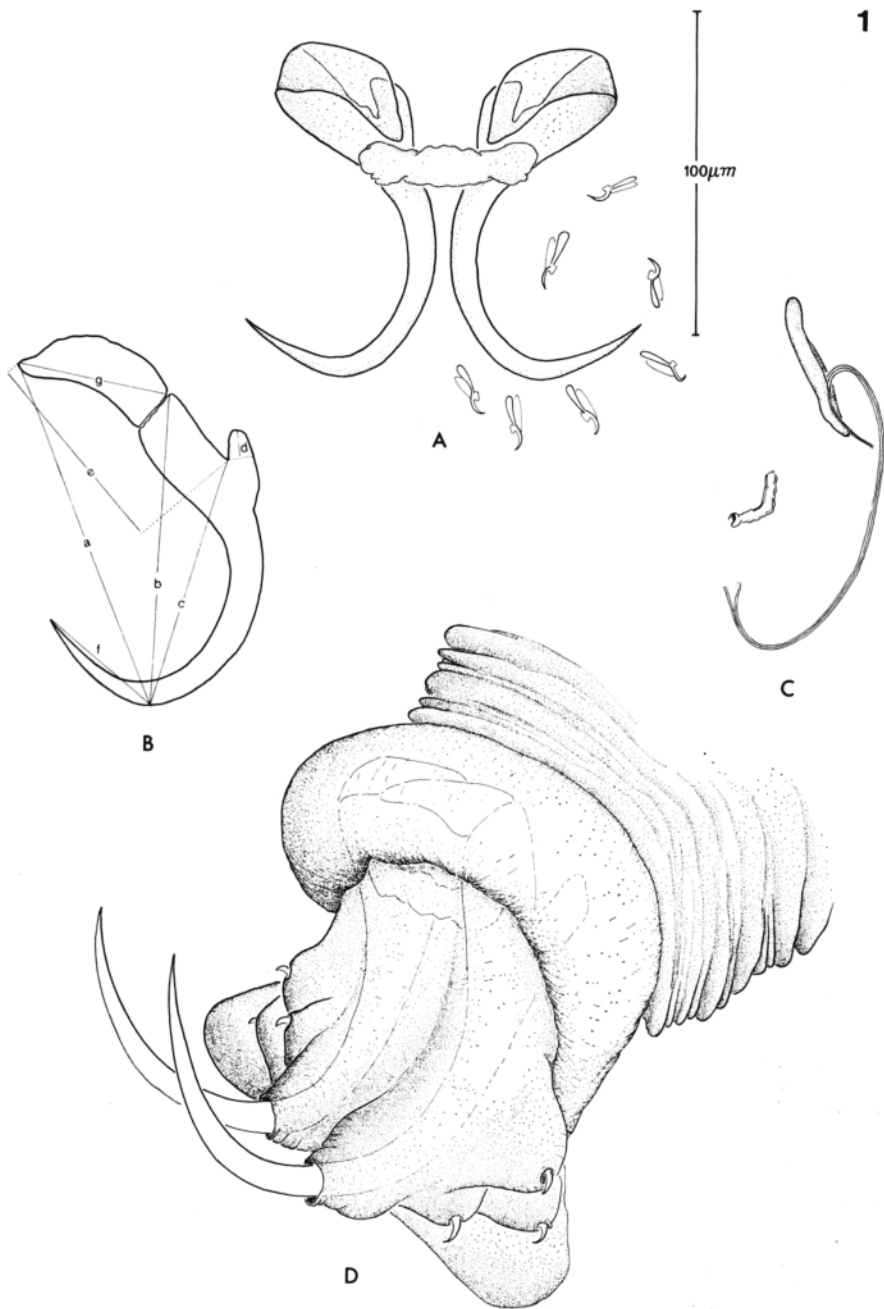


FIG. 1. — Les pièces sclérifiées de *Pseudodactylogyrus anguillae*.

A : Armature haptoriale. B : Mensurations (D'après OGAWA et EGUSA, 1976). C : Genitalia. D : Hapteur en vue ventrale.

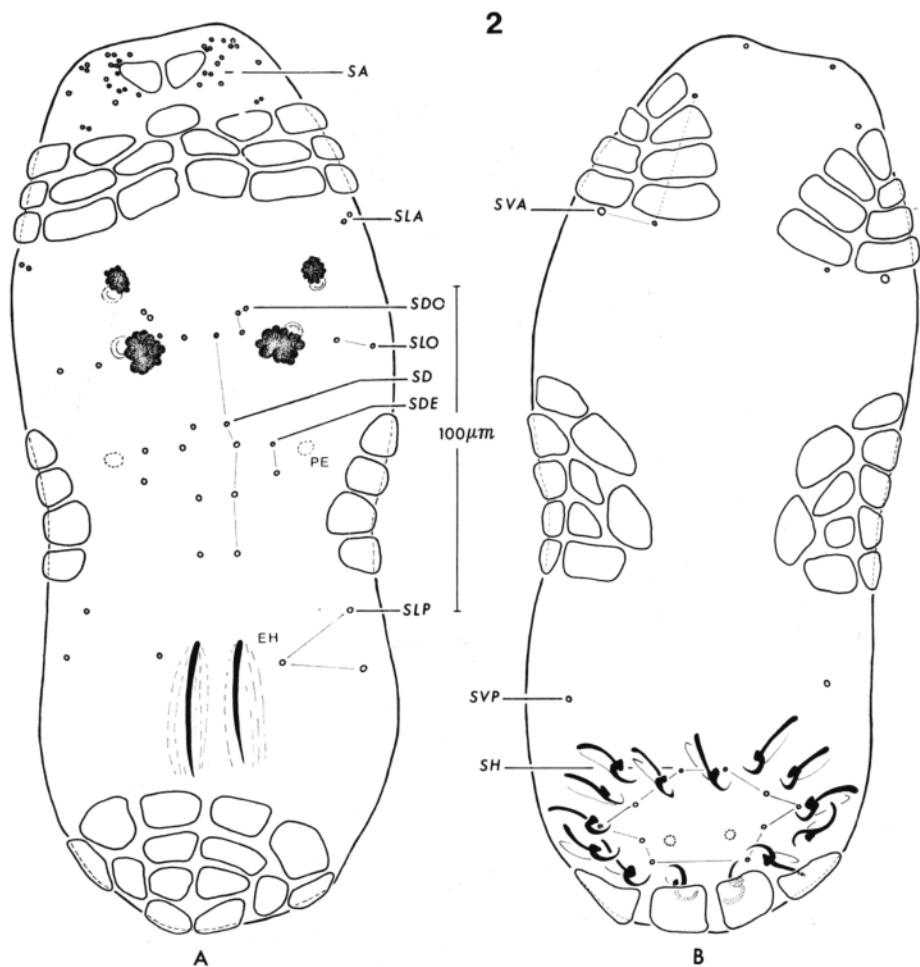


FIG. 2. — L'oncomiracidium de *Pseudodactylogyrus anguillae*.

A) Vue dorsale (SA : sensilles antérieures ; SLA : sensilles latérales antérieures ; SDO : sensilles dorsales oculaires ; SD : sensilles dorsales ; SDE : sensilles dorsales excrétrices ; SLO : sensilles latérales oculaires ; SLP : sensilles latérales postérieures ; P. E. : pore excréteur ; EH : ébauches des hamuli).

B) Vue ventrale (SVA : sensilles ventrales antérieures ; SVP : sensilles ventrales postérieures ; SH : sensilles haptoriales).

3 — Les sensilles (fig. 2, A et B)

On retrouve les groupes définis précédemment (Lambert, 1980b). Les sensilles s'y répartissent de la manière suivante :

— par hémicorps :

- Face dorsale : 5 sensilles dorsales (SD)
3 sensilles dorsales oculaires (SDO)
2 sensilles dorsales excrétrices (SDE)

- Face ventrale : 3 sensilles ventrales antérieures (SVA)
1 sensille ventrale postérieure (SVP)
- Latéralement : 2 sensilles latérales antérieures (SLA)
2 sensilles latérales oculaires (SLO)
3 sensilles latérales postérieures (SLP)

— *au niveau du haptéur* : on note la présence de 10 à 12 sensilles périphériques (SH) et de deux structures argyrophiles centrales qui peuvent être interprétées comme des orifices glandulaires.

— *au niveau de la région céphalique* : on observe 32 à 40 sensilles (SA) disposées symétriquement autour des deux cellules dorsales les plus antérieures.

4 — *Le système excréteur*

Son plan général d'organisation correspond à celui décrit chez tous les Dactylogyridea. On observe au moins 4 paires de cellules-flammes (1 paire céphalique, 1 (ou 2 ?) paire(s) pharyngienne(s), 1 paire pleurale et une paire haptoriale).

c - Ultrastructure de la spermiogenèse et du spermatozoïde

La spermiogenèse s'effectue dans des zones de différenciation incluses dans une masse cytoplasmique commune (*fig. 3A*). Le centriole, unique, est formé de triplets dans la spermatide (*fig. 3A*). Sa structure n'est pas connue dans le spermatozoïde mûr, mais il est antérieur et associé à une annexe centriolaire (*fig. 3B*). Les coupes transversales de la région principale du spermatozoïde montrent un axonème de type 9 + « 1 » de Plathelminthe, la mitochondrie et le noyau (*fig. 3C*). Aucun microtubule cortical n'a été observé.

4 - Discussion

Les Monogènes d'Anguillidae posent, sur le plan systématique, des problèmes que nous situons à deux niveaux :

— *Au niveau spécifique* :

Nous avons assimilé notre matériel à *Pseudodactylogyrus anguillae* sur la base des données classiques morphométriques des éléments du haptéur et du génitalia, mais le problème de la réalité biologique de cette espèce, qui occupe deux régions biogéographiques éloignées (Asie de l'Est et du Sud-Est et Europe de l'Ouest) reste posé.

Les premières observations des auteurs japonais (Ogawa et Egusa, 1976, Imada et Muroga, 1977, puis Ogawa *et al.*, 1985) et les nôtres montrent qu'il existe une grande variabilité dans les rapports de taille concernant les organes génitaux ; on peut dès lors s'interroger sur l'origine et la signification d'une telle variabilité. Il sera donc important de mieux définir les critères spécifiques au sein de ce genre car la spécificité

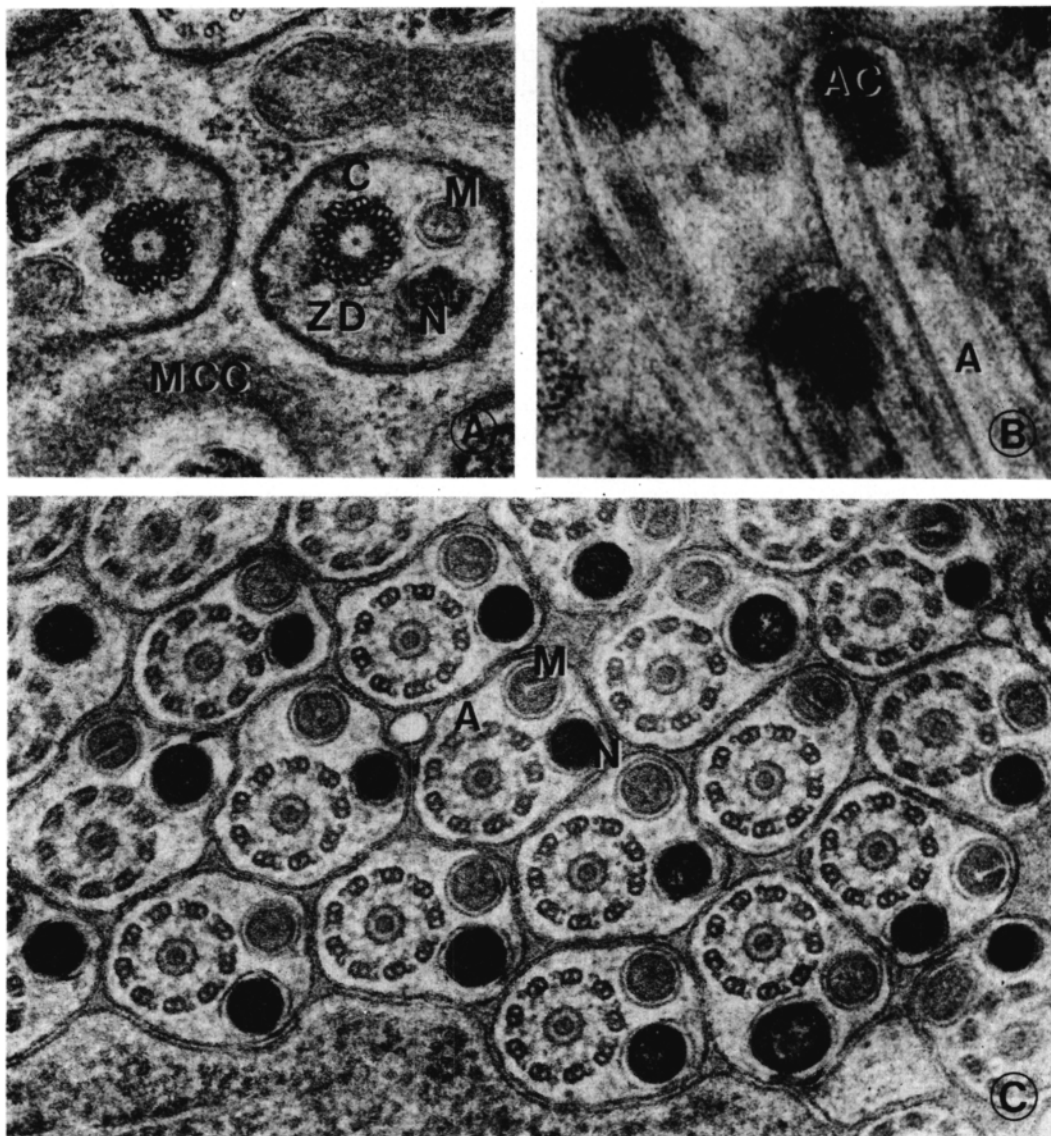


FIG. 3. — Ultrastructure de la spermiogénèse et du spermatozoïde.

A) Coupe transversale dans deux zones de différenciation (ZD) incluses dans la masse cytoplasmique commune des spermatides (MCC). (C : centriole formé de neuf triplets ; M : mitochondrie ; N : noyau). $\times 60\ 000$.

B) Coupe longitudinale de l'extrémité antérieure de trois spermatozoïdes mûrs dans le testicule. Le centriole unique, associé à une annexe centriolaire (AC) donne naissance à un axonème (A). $\times 60\ 000$.

C) Coupe transversale d'un groupe de spermatozoïdes mûrs dans le testicule. (A : axonème de type 9 + « 1 » de Plathelminthe ; M : mitochondrie ; N : noyau). $\times 90\ 000$.

vis-à-vis des hôtes serait peut-être à reconsidérer. Actuellement ne sont reconnues chez les Anguillidae que deux espèces de *Pseudodactylogyrus* qui se répartissent chez trois espèces d'Anguilles de la manière suivante :

	<i>Anguilla anguilla</i>	<i>Anguilla japonica</i>	<i>A. reinhardti</i>
<i>P. anguillae</i>	X	X	
<i>P. bini</i>	X	X	X

Aucune donnée ne permet de signaler un parasitisme congénérique simultané par ces deux espèces de *Pseudodactylogyrus* sur une même espèce d'Anguille-hôte. Ceci demande vérification, puisque ce type de parasitisme est fréquent chez les Dactylogyridea (Euzet, 1971).

— *Au niveau générique et supra-générique :*

En créant le genre *Pseudodactylogyrus*, Gussev (1965) séparait ces Monogènes d'Anguilliformes des *Dactylogyrus*, parasites de Cypriniformes (Cyprinidae essentiellement) : ces ordres appartenant à deux des trois divisions que l'on observe chez les Téléostéens (Greenwood *et al.*, 1966, Nelson, 1976), cette séparation semble tout à fait conforme aux idées généralement admises sur la spécificité parasitaire de ces Monogènes.

Le genre *Pseudodactylogyrus* se distingue nettement du genre *Dactylogyrus*, par deux critères qui nous paraissent essentiels : d'une part l'orientation opposée (respectivement ventrale et dorsale) de la seule paire de hamuli existante ; d'autre part, la présence, chez les *Dactylogyrus*, de la structure « R » associée aux crochets II.

L'étude de la larve nous a montré que l'on retrouve, chez les *Pseudodactylogyrus*, toutes les caractéristiques du plan général d'organisation Dactylogyridea tel que nous l'avons défini (Lambert, 1980 a et b) : similitude d'organisation du système excréteur, de la chétotaxie et des cellules ciliées de l'oncomiracidium ; les hamuli ont une origine embryonnaire corporelle (présent travail) et migrent dans le hôte chez la post-larve (Imada et Muroga, 1978).

Il est possible de classer les spermatozoïdes de Monogènes en quatre types (Justine, Lambert et Mattei, 1985) plus un type aberrant (Justine, Le Brun et Mattei, 1985). Le spermatozoïde de *Pseudodactylogyrus*, qui possède un seul axonème et aucun microtubule cortical, répond parfaitement à la définition du type 4. Ce type existe aussi chez les Amphibellatidae, Ancyrocephalidae, Calceostomatidae, Diplectanidae et Tetraonchidae (Justine et Mattei, 1982, 1983, 1984 ; Justine, 1985). Le type 4 est donc associé à l'ensemble des Dactylogyridea. L'ultrastructure du spermatozoïde confirme donc l'appartenance de *Pseudodactylogyrus* à ce groupe, mais sans donner d'indication plus précise puisque, malheureusement, aucun spermatozoïde de « vrai » Dactylogyridae n'est connu.

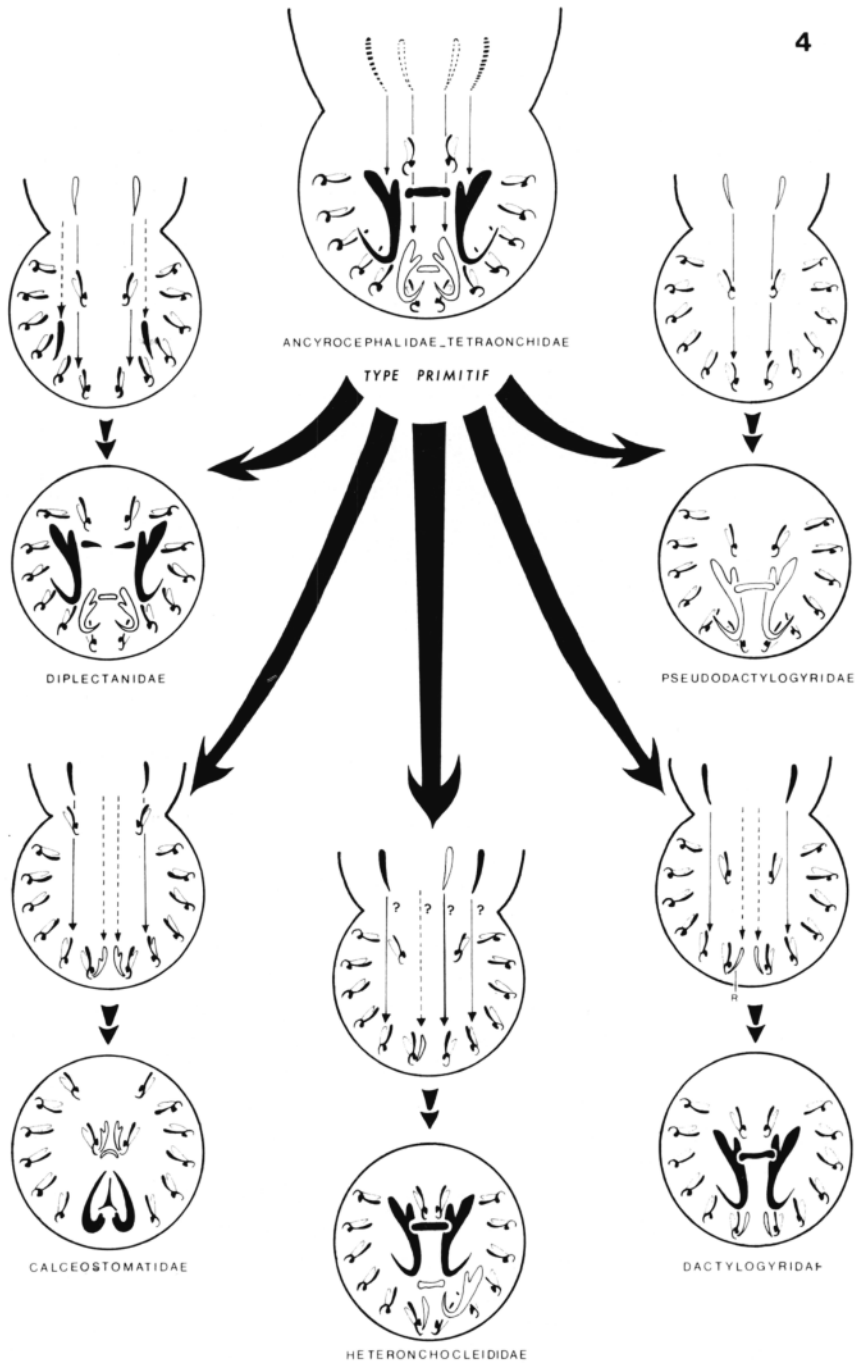


FIG. 4. — Représentation schématique du développement post-larvaire du haptéur chez les Dactylogyridea.

En blanc : Hamuli ventraux et leurs ébauches.

En noir : Hamuli dorsaux et leurs ébauches.

En trait plein : Migration des ébauches des hamuli.

En pointillé : Migration hypothétique des onchoblastes inactifs.

(Le cas du développement post-larvaire des Heteronchocleididae, non étudié, est hypothétique).

Dans cet ensemble, pourtant, le genre *Pseudodactylogyrus* semble s'individualiser.

1 — *par sa chétotaxie* : C'est actuellement la seule larve qui présente une nette diminution du nombre de sensilles dorsales (5 paires) au lieu de 7 à 9 paires chez les diverses familles étudiées (Lambert, 1980b). Parmi celles-ci, les *Dactylogyrus* décrits ont 8 ou 9 paires de sensilles dorsales.

Cependant, il faudrait, pour apprécier à sa juste valeur la variabilité de ce caractère, enrichir les données sur la chétotaxie larvaire.

2 — *par la morphogenèse du haptateur* : Dans le cadre de notre hypothèse sur la migration généralisée des onchoblastes chez les Dactylogyridea (Lambert, 1980a), cet exemple est le seul cas connu de migration des seuls hamuli ventraux. Si nous considérons comme primitif le modèle Ancyrocephalidae (fig. 4) et si nous comparons les *Pseudodactylogyrus* avec les autres exemples connus à ce jour, il nous paraît justifié, sur ce seul critère ontogénique, de séparer complètement ces Monogènes des autres familles déjà décrites, et notamment des Dactylogyridae, compte tenu des remarques déjà faites au niveau du haptateur. Il faudrait alors admettre que les hamuli ventraux de *Pseudodactylogyrus* sont homologues de la structure « R », mais qu'on ne retrouve nulle trace chez ce genre, d'hamuli dorsaux.

Ces critères justifient selon nous la création, pour les espèces de ce genre, d'une nouvelle famille, les Pseudodactylogyridae, caractérisée par la présence d'une paire de hamuli ventraux d'origine corporelle et l'absence d'hamuli dorsaux même à l'état d'ébauche.

Cet exemple élargit donc l'éventail des types de développement possibles du haptateur chez les Dactylogyridea, où presque tous les cas de figure théoriques sont désormais connus (fig. 4) si nous y incluons les haptateurs asymétriques des Heteronchocleididae (Dossou et Euzet, 1984) encore à étudier.

C'est selon nous, une parfaite illustration des potentialités évolutives de ces Monogènes et de leur radiation adaptative chez tous les Téléostéens.

REMERCIEMENTS : Nous remercions Monsieur le Professeur X. Mattei, de l'Université de Dakar, grâce à qui l'étude ultrastructurale a pu être réalisée dans les meilleures conditions.

BIBLIOGRAPHIE

- Dossou C., EUZET L. : Les Monogènes du genre *Eutrianchoratus* Paperna, 1969, parasites branchiaux d'*Ophiocephalus obscurus* au Bénin. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 1984, 109, 239-247.
- EUZET L. : Parasitisme branchial simultané par deux espèces congénériques de Monogènes Monopisthocotylea. *Comptes rendus 1^{er} Multicolloque Européen de Parasitologie*, Rennes, 1-4 sept. 1971.
- EUZET L., PROST M. : Report of the meeting on Monogenea. Problems of systematics, biology and ecology. ICOPA IV 1978. In : Review of Advances in Parasitology. *Panstwowe Wydawnictwo Naukowe*, Varsovie, 1981.
- GREENWOOD P. H., ROSEN D. E., WEITZMAN S. H., MYERS G. S. : Phyletics studies of Teleostean fishes, with a provisional classification of living forms. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, 1966, 131, 4.
- GUSSEV A. V. : New genus of monogenetic trematode from an eel of genus *Anguilla*. *Trudy Zool. Inst. Leningrad*, 1965, 35, 119-125.
- IMADA R., MUROGA K. : *Pseudodactylogyrus microrchis* (Monogenea) on the gills of cultured eels. I. Seasonal changes in abundance. *Bull. Japan Soc. Sci. Fish.*, 1977, 43, 1397-1401.

- IMADA R., MUROGA K. : *Pseudodactylogyryus microrchis* (Monogenea) on the gills of cultured eels. II. Oviposition, Hatching and Development on the Host. *Bull. Japan. Soc. Sci. Fish.*, 1978, 44, 571-576.
- JUSTINE J.-L. : Étude ultrastructurale comparée de la spermiogenèse des Digènes et des Monogènes (Plathelminthes). Relations entre la morphologie du spermatozoïde, la biologie de la fécondation et la phylogénie. *Thèse*, Université de Montpellier, 1985, 231 p.
- JUSTINE J.-L., LAMBERT A., MATTEI X. : Spermatozoon ultrastructure and phylogenetic relationships in the Monogenea (Platyhelminthes). *Int. J. Parasitol.*, 1985, 15, 601-608.
- JUSTINE J.-L., LE BRUN N., MATTEI X. : First report of aflagellate spermatozoon in a parasitic Platyhelminthe, found in the monogenean *Diplozoon gracile* (Polyopisthocotylea, Diplozoidae). *Ann. Parasitol. Hum. Comp.*, 1985, 60, 761-762.
- JUSTINE J.-L., MATTEI X. — Présence de spermatozoïdes à un seul axonème dans trois familles de Monogènes Monopisthocotylea : Ancyrocephalidae, Diplectanidae et Monocotylidae. *Ann. Parasitol. Hum. Comp.*, 1982, 57, 419-420.
- JUSTINE J.-L., MATTEI X. : Comparative ultrastructural study of spermiogenesis in Monogeneans (Flatworms). 3. Two species of *Amphibdelloides* (Monopisthocotylea : Amphibdellatidae). *J. Ultrastruct. Res.*, 1983, 84, 224-237.
- JUSTINE J.-L., MATTEI X. : Comparative ultrastructural study of spermiogenesis in Monogeneans (Flatworms). 4. *Diplectanum* (Monopisthocotylea Diplectanidae). *J. Ultrastruct. Res.*, 1984, 88, 77-91.
- LAMBERT A. : Oncomiracidiums et phylogénèse des Monogenea (Plathelminthes). 1^{re} partie : Développement post-larvaire. *Ann. Parasitol. Hum. Comp.*, 1980a, 55, 165-198.
- LAMBERT A. : Oncomiracidiums et phylogénèse des Monogenea (Plathelminthes). 2^e partie : Structures argyrophiles des oncomiracidiums et phylogénèse des Monogenea. *Ann. Parasitol. Hum. Comp.*, 1980b, 55, 281-325.
- LAMBERT A., LE BRUN N., PARISELLE A. : Présence en France de *Pseudodactylogyryus anguillae* (Yin et Sproston, 1948) Gussev, 1965 (Monogenea, Monopisthocotylea), parasite branchial de l'Anguille européenne, *Anguilla anguilla*, en eau douce. *Ann. Parasitol. Hum. Comp.*, 1984, 33, 403-405.
- NELSON J. S. : Fishes of the World. *J. Wiley et Sons*, Chichester (England), 1976, 416 p.
- OGAWA K. : *Pseudodactylogyryus haze* sp. nov., a Gill Monogenean from the Japanese Goby, *Acanthogobius flavimanus*. *Jpn. J. Parasitol.*, 1984, 33, 403-405.
- OGAWA K., CHUNG H. Y., YOU G. H., IMADA R. : On the Validity of an Eel Monogenean *Pseudodactylogyryus microrchis* Ogawa et Egusa, 1976. *Bull. Japan. Soc. Sci. Fish.*, 1985, 51, 381-385.
- OGAWA K., EGUSA S. : Studies on Eel Pseudodactylogyrosis I - Morphology and Classification of Three Eel Dactylogyrids with a Proposal of a new Species, *Pseudodactylogyryus microrchis*. *Bull. Japan. Soc. Sci. Fish.*, 1976, 42, 395-404.