GRÉGARINES D'INVERTÉBRÉS MARINS DE LA RÉGION DE BANYULS I. EUGRËGARINES PARASITES DE CRUSTACÉS DÉCAPODES

Jean Théodoridès

▶ **To cite this version:**

Jean Théodoridès. GRÉGARINES D'INVERTÉBRÉS MARINS DE LA RÉGION DE BANYULS I. EUGRËGARINES PARASITES DE CRUSTACÉS DÉCAPODES. Vie et Milieu , 1962, 13, pp.95-122. hal-02923343

HAL Id: hal-02923343

https://hal.sorbonne-universite.fr/hal-02923343

Submitted on 27 Aug 2020

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

GRÉGARINES D'INVERTÉBRÉS MARINS DE LA RÉGION DE BANYULS

I. EUGRÉGARINES PARASITES DE CRUSTACÉS DÉCAPODES

par Jean Théodoridès

Nous nous proposons dans ce mémoire et les suivants d'étudier les Grégarines d'Invertébrés marins de la région de Banyuls et principalement les espèces inféodées aux Crustacés et Annélides Polychètes.

Le présent travail sera consacré aux parasites de Crustacés Décapodes (essentiellement Brachyoures) observés au cours de l'année 1961.

Techniques d'étude.

Le tube digestif (intestin et cæcums) des animaux étudiés est ouvert sur lame et son contenu est étalé en frottis humides colorés soit par le carmin acétique, soit par l'hémalun de Mayer, soit par l'hématoxyline ferrique de Heidenhain.

Les kystes récoltés dans l'intestin postérieur sont placés en goutte pendante (eau de mer) dans une lame creuse pour obtention des spores.

Hôtes étudiés.

Une vingtaine d'espèces de Crustacés Décapodes furent examinées. Des Grégarines furent observées dans les hôtes suivants : *Atelecyclus septemdentatus* Montagu, *Calappa granulata* L., *Carcinus maenas mediterranea* Czerniavsky, *Goneplax angulata* (Pen-

nant), *Pachygrapsus marmoratus* (F.), *Pinnotheres pinnotheres* (L.) *Xantho rivulosus* (Risso), *Homarus gammarus* (L.), *Pagurus prideauxi* Leach

Les Crustacés suivants s'avérèrent toujours négatifs : *Aristeus antennatus* (Risso), *Pontonia custos* Forsk., *Dardanus arrosor* (Herbst), *Clibanarius erythropus* (Latr.) [= *misanthropus* (Risso)], *Galathea* sp., *Porcellana longicornis* (L.), *Dromia personata* (L.) (= *vulgaris* Milne Edwards), *Paromola cuvieri* (Risso), *Dorippe lanata* (L.), *Ilia nucleus* (L.), *Macropipus depurator* (L.), *M. tuberculatus* (Roux), *Xantho poressa* (Ol.) [= *hydrophilus* (Herbst)], *Pilumnus hirtellus* (L.), *Eriphia verrucosa* (Forsk.) [= *spinifrons* (Herbst)], *Pisa nodipes* (Leach), *Acanthonyx lunulatus* (Risso), *Inachus dorsettensis* (Pennant), *Macropodia longirostris* (Fabr.).

La terminologie employée ici est celle de Holthuis et Gottlieb (1958).

Grégarines observées.

Les Eugrégarines parasites de Crustacés marins appartiennent aux familles suivantes : *Cephaloidophoridae* Watson Kamm 1922 (*Cephaloidophora*; hôtes : Cirripèdes (Balanes), Amphipodes, Décapodes), *Uradiophoridae* Grassé 1953 (*Uradiophora*, *Heliospora*, *Pyxinoides*; mêmes hôtes), *Porosporidae* Labbé 1899 (*Porospora*, *Pachyporospora*, *Nematopsis*; hôtes : Décapodes pour les stades végétatifs avec sporogonie et gamogonie chez des Mollusques Lamellibranches).

Il faut ajouter quelques genres insuffisamment connus (*Callyntrochlamys* Frenzel, *Ganymedes* Huxley, *Cephalobus* Kruse etc...).

Les parasites de Crustacés Décapodes observés jusqu'ici à Banyuls appartiennent aux deux seules familles des *Cephaloidophoridae* et *Porosporidae*.

Dans le présent mémoire seront mentionnées plusieurs espèces déjà connues mais dont certains stades avaient été imparfaitement décrits et d'autres espèces, nouvelles pour la science.

Nous n'avons pas pu toujours obtenir le cycle complet de celles-ci, mais estimant que les stades observés permettent sans doute possible de les différencier des espèces déjà connues, nous n'hésiterons pas à en donner ici une diagnose, nous réservant de faire connaître les autres stades de leur cycle dans des notes ultérieures.

LOCALISATION CHEZ L'HÔTE (fig. 1).

Chez les Brachyoures examinés, nous avons observé une localisation assez constante des Grégarines étudiées : alors que les trophozoïtes et kystes de *Porospora* se rencontrent presque toujours

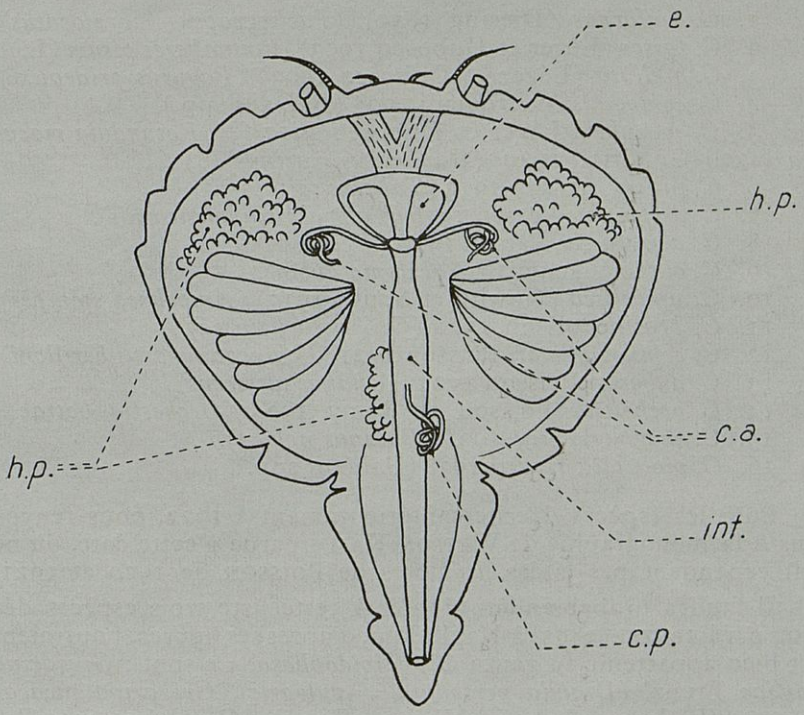


Fig. 1. — Représentation schématique de l'appareil digestif d'un Crabe, montrant la localisation des Grégarines (*c.a.* = cæcums antérieurs; *e.* = estomac; *hp.* = hépatopancréas; *int.* = intestin; *c. p.* = cæcum postérieur).

dans la partie postérieure de l'intestin, les *Cephaloidophora* sont presque constamment dans les cæcums antérieurs, en obstruant parfois presque toute la lumière.

ÉTUDE SYSTÉMATIQUE.

FAMILLE DES *CEPHALOIDOPHORIDAE* Watson Kamm 1922

Cette famille comprend le seul genre *Cephaloidophora* Mavrodiadi 1908 dont les espèces suivantes étaient connues jusqu'ici :

1. *C. conformis* (Diesing 1851) (*Pachygrapsus marmoratus*).
2. *C. fossor* (Léger et Duboscq 1903) [*Pinnotheres pisum* (L.)].
3. *C. ocellata* (Léger et Duboscq 1903) (*Pagurus prideauxi*).
4. *C. communis* Mavrodiadi 1908 (*Balanus* spp.).
5. *C. maculata* Léger et Duboscq 1911 (= *Rotundula maculata* Pixell-Goodrich 1949) (*Gammarus marinus*).
6. *C. talitri* Mercier 1912 (*Talitrus saltator*).
7. *C. delphinia* Watson 1916 (*Talorchestia longicornis*).
8. *C. nigrofusca* Watson 1916 (*Uca* spp.).
9. *C. olivia* Watson 1916 (*Libinia dubia*).
10. *C. ampelisca* (Nowlin et Smith 1917) (*Ampelisca spinipes*).
11. *C. brasili* Poisson 1920 (*Orchestia littorea*).
12. *C. echinogammari* Poisson 1921 (*Echinogammarus berilloni*).
13. *C. duboscqi* Poisson 1924 (*Athanas nitescens*).
14. *C. orchestiae* Poisson et Remy 1925 (*Orchestia bottae*).
15. *C. magna* Henry 1938 (*Balanus nobilis*).
16. *C. multiplex* Henry 1938 (*Balanus* spp.).

Pour les espèces décrites antérieurement à 1922, nous renvoyons à la monographie de WATSON KAMM parue à cette date, où ne sont cependant pas citées les notes de POISSON de 1920 et 1921.

Il faudra probablement ajouter à cette liste trois espèces décrites par FRENZEL (1885) à Naples qui, d'après ses figures, pourraient fort bien appartenir au genre *Cephaloidophora*. Ce sont : *Gregarina dromiae* Frenz. (*Dromia personata* = *vulgaris*), *Gregarina nicaeae* Frenz. (*Hyale pontica* = *Nicaea nilsonii*), *Gregarina caprellae* Frenz. (*Caprella* sp.).

Gregarina acanthogammari Zvetk. et *G. baicalensis* Zvetk. décrites par Zvetkov (1928) chez des Gammarides du Lac Baïkal (U. R. S. S.) doivent aussi être des *Cephaloidophora*.

Il est également probable que les deux espèces décrites par A. S. PEARSE (1932-1933) chez des Crustacés des Indes et du Siam appartiennent à ce genre. Il s'agit de *Steinina metaplaxi* Pearse (*Metaplax dentipes* et de *Gregarina ucae* Pearse [*Uca dussumieri* (M. Edw.)].

Enfin, comme nous le verrons plus loin à propos des *Porosporidae*, certains stades de *Porospora* (et notamment de *P. nephropis*

Léger et Duboscq 1915) seraient en fait des *Cephaloidophora* et nous décrirons dans le présent mémoire deux espèces nouvelles : *C. drachi* n. sp. et *C. knoepffleri* n. sp.

Notons que les *Cephaloidophora* rappellent beaucoup les *Gregarina* des Insectes par certains aspects de leur morphologie et de leur biologie (associations en chaîne, infestation de groupes de Crustacés assez éloignés : Cirripèdes, Amphipodes, Décapodes, vaste répartition géographique).

Elles en diffèrent cependant par leur développement intracellulaire (il est extracellulaire chez les *Gregarina*) et le fait que le gamétokyste s'ouvre par simple rupture (chez les *Gregarina*, il est pourvu de sporoductes).

Voyons maintenant les espèces de ce genre que nous avons observées à Banyuls.

1. *Cephaloidophora conformis* (Diesing).

Hôte : *Pachygrapsus marmoratus* (Fabr.), île Encallaidora, cap Creus (Espagne), 1er juillet 1961, 27 novembre 1961; Banyuls, 13 juillet 1961. Cette espèce décrite et figurée dès 1787 par Cavolini est probablement la plus ancienne Grégarine connue (*cf.* fig. 2, *A*).

Si cet auteur la prit pour un petit ténia, considérant les noyaux comme des orifices sexuels, il eut néanmoins le mérite de noter avec une très grande précision sa localisation dans les cæcums gastriques de l'hôte.

Cette espèce fut placée tour à tour dans les genres *Gregarina*, *Aggregata*, *Frenzelina*, *Cephaloidophora*, *Carcinoecetes*. Pour la synonymie voir Watson Kamm (1922, p. 38).

Léger et Duboscq (1909) en donnent une description assez complète et ont très bien précisé sa localisation chez l'hôte, déjà remarquée, nous venons de le voir, plus d'un siècle avant par Cavolini.

Ces auteurs écrivent : « Les couples sont souvent très nombreux dans les longs cæcums gastriques dont ils obstruent parfois la lumière jusqu'à l'extrémité distale. A l'œil nu ou mieux, à la loupe, ces cæcums envahis sont d'un blanc laiteux, et leur contenu se résout en nombreuses Grégarines lorsqu'on les dilacère avec une aiguille ».

Ils indiquent comme longueur moyenne des individus associés 400 μ pour le primite et 650 μ pour le satellite.

Nous avons observé sensiblement les mêmes dimensions dans les associations examinées : primites de 400 à 470 μ, satellites de 400 à 700 μ (fig. 2, *B-E*).

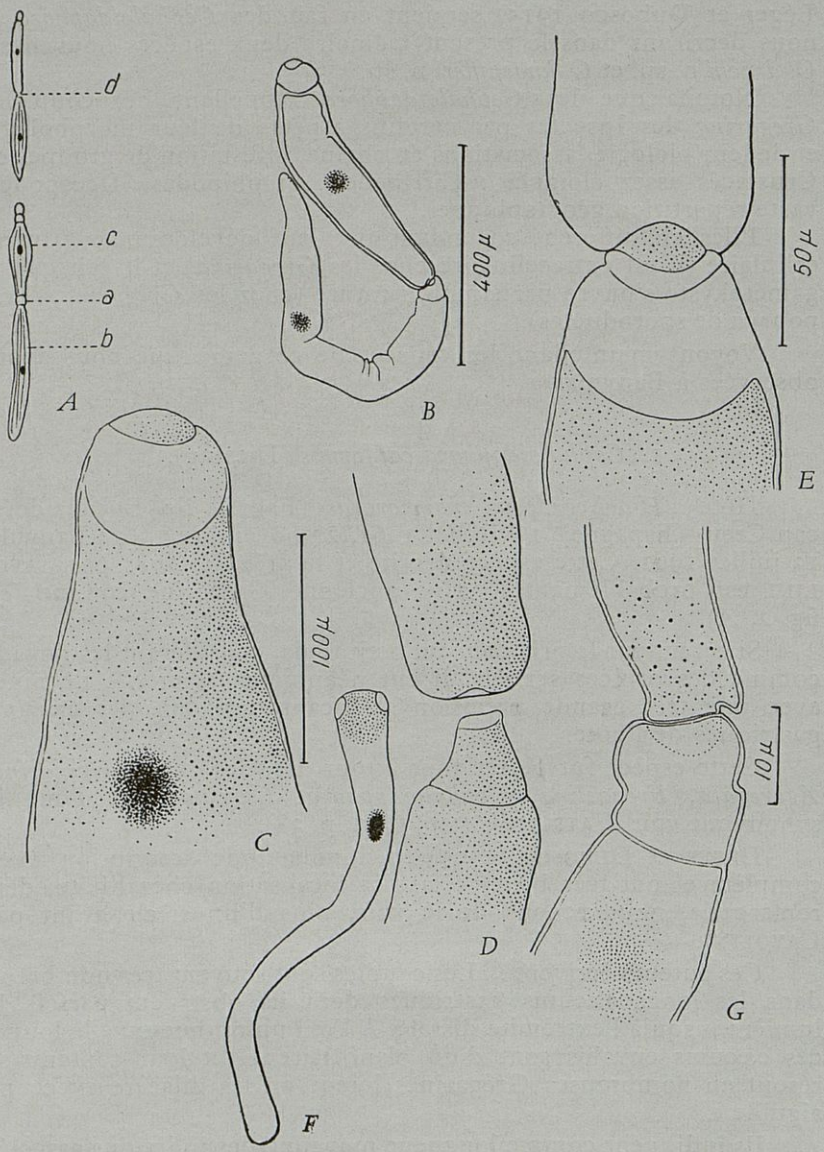


Fig. 2. — *Cephaloidophora conformis* (Diesing); *A*, dessin original de Cavolini (1787) : les lettres désignent les diverses parties des associations; *B*, association; *C*, région antérieure d'un primite; *D*, *E*, jonction entre primite et satellite; *F*, primite de *C. ocellata* (Léger et Duboscq); *G*, jonction entre primite et satellite de *C. ocellata*.

G. H. Ball (1938) place cette Grégarine dans le genre *Carcinoecetes* qui, nous l'avons montré tout récemment (Théodoridès 1961), est synonyme de *Porospora* et *Nematopsis*.

Cet auteur a observé cette espèce à Sète chez *Pachygrapsus marmoratus* qui semble en être le seul hôte connu, la spécificité étant ici assez étroite.

Ball donne comme dimensions maximales des sporadins 650 μ × 65 μ et précise, comme les auteurs qui l'avaient précédé, que *C. conformis* est très abondante dans les cæcums du crabe.

2. *Cephaloidophora ocellata* (Léger et Duboscq).

Hôte : *Pagurus prideauxi* Leach, Banyuls, mai 1959, avril 1961.

Cette espèce est très fréquente à Banyuls dans les cæcums gastriques de ce Pagure, chez qui Léger et Duboscq l'ont décrite en 1903 sous le nom d'*Aggregata vagans*.

Ultérieurement, ces mêmes auteurs (1907, 1908, 1909) la placèrent dans le genre *Frenzelina* d'où Watson Kamm (1922) la retira pour en faire une *Cephaloidophora*.

Nous avons revu les associations à primites caractéristiques de 200 μ ou davantage, dont le protomérite porte souvent dans ses angles antérieurs deux zones éclaircies rappelant vaguement des ocelles (d'où le nom d'*ocellata* donné à cette espèce) (fig. 2, *F*).

Dans une note préliminaire au présent mémoire (Théodoridès 1961), nous avions rappelé que chez cette Grégarine, le septum est toujours présent dans le satellite (fig. 2, *G*), contrairement à ce qui a lieu, comme nous le verrons plus loin, chez les *Porospora*.

Comme on le remarquera facilement en comparant les figures 2, *C*, *D*, *F*, dessinées à la même échelle, *C. ocellata* a des dimensions beaucoup plus réduites que *C. conformis*.

3. *Cephaloidophora drachi* n. sp.

Hôte : *Xantho rivulosus* (Risso), Banyuls, juillet et septembre 1961. Cette espèce comme les précédentes se rencontre dans les cæcums gastriques de l'hôte.

Dans une association observée, le primite a une longueur d'environ 140 μ et le satellite de 125 μ (fig. 3, *A*), la largeur moyenne étant de 60 μ. Le noyau est sphérique ou ovalaire.

Dans une autre association, les individus sont plus grands (primite : 230 μ, satellite : 270 μ). D'autres individus étaient isolés (fig. 3, *B*, *C*, *D*).

Nous avons pu très bien observer la structure du protomérite du primite. Celui-ci est de forme arrondie et globuleuse; l'entocyte est uniformément ponctué sauf dans la région antérieure où l'on observe une plage claire au milieu de laquelle on voit nettement un petit mucron qui représente la cicatrice de l'épimérite ou peut-être l'épimérite lui-même (fig. 3, *B*, *C*, *G*).

Cet aspect du protomérite du primite rappelle beaucoup celui de *Cephaloidophora orchestiae* Poisson et Remy 1925.

On observe dans ce protomérite une autre caractéristique morphologique déjà signalée chez plusieurs Grégarines. Il s'agit d'un « noyau protoméritique » situé en arrière de la zone de l'épimérite et toujours beaucoup plus réduit que le noyau du deutomérite (fig. 3, *G*). Sa forme et ses dimensions varient entre une sphère de 5 μ de diamètre et un corpuscule ovale de 10 × 5 μ, alors que le noyau du deutomérite peut atteindre 20 × 15 μ.

La partie postérieure du deutomérite du primite possède parfois deux petites dents contre lesquelles s'insère le protomérite du satellite (fig. 3, *D*, *F*). On observe souvent une structure analogue dans le genre *Gregarina*.

Bien que nous n'ayions pas obtenu tout le cycle de cette *Cephaloidophora*, il semble certain qu'il s'agit là d'une espèce inédite tant par son hôte que par sa morphologie.

Nous la nommerons donc *Cephaloidophora drachi* n. sp., la dédiant respectueusement au Professeur P. Drach.

4 *Cephaloidophora knoepffleri* n. sp.

Hôte : *Pinnotheres pinnotheres* (L.) dans *Pinna nobilis* L., Banyuls, juin et septembre 1961.

Cette espèce trouvée dans les cæcums gastriques de l'hôte est représentée par des individus isolés, non associés.

L'infestation peut être assez forte et on observe parfois plusieurs dizaines d'individus de différentes tailles obstruant la lumière du cæcum d'où ils s'échappent lorsque l'on ouvre celui-ci (fig. 4, *A*).

Les plus jeunes stades vus mesurent environ 65 μ.

Comme chez *C. orchestiae* Poisson et Remy, l'épimérite des céphalins est constitué par un petit mucron surmontant le protomérite (fig. 4, *F*).

La forme des sporadins est variable; tantôt le deutomérite est de forme ovalaire (fig. 4, *D*, *E*), tantôt globuleux et beaucoup plus large que le protomérite (fig. 4, *B*.).

La structure de l'entocyte de cette Grégarine est très caractéristique : dans le protomérite, on observe à la partie antérieure une plage claire rebordée d'un anneau d'entocyte granuleux plus ou moins développé (fig. 4, *B*, *G*).

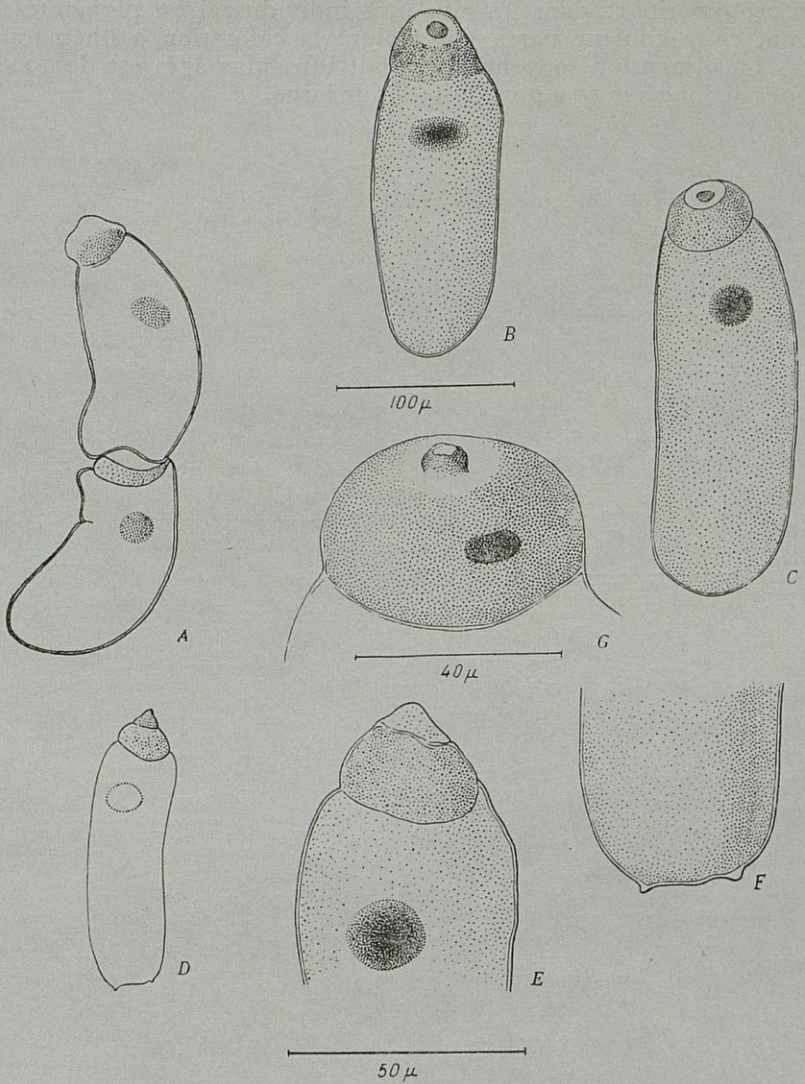


Fig. 3. — *Cephaloidophora drachi* n. sp.; *A*, association; *B*, *C*, *D*, sporadins isolés; *E*, détail de la région antérieure d'un primite ; *F*, détail de la région postérieure du même; *G*, protomérite avec « noyau » et épimérite (échelle de 100 µ pour *A* à *D*, de 50 µ pour *E* et *F*).

L'entocyte du deutomérite est beaucoup plus dense que celui du protomérite et, dans les plus gros individus, il est pigmenté en brun, cette couleur persistant malgré la coloration à l'hémalun.

La dimension moyenne des individus plus âgés est de 100 à 160 μ de long sur 70 à plus de 100 μ de large.

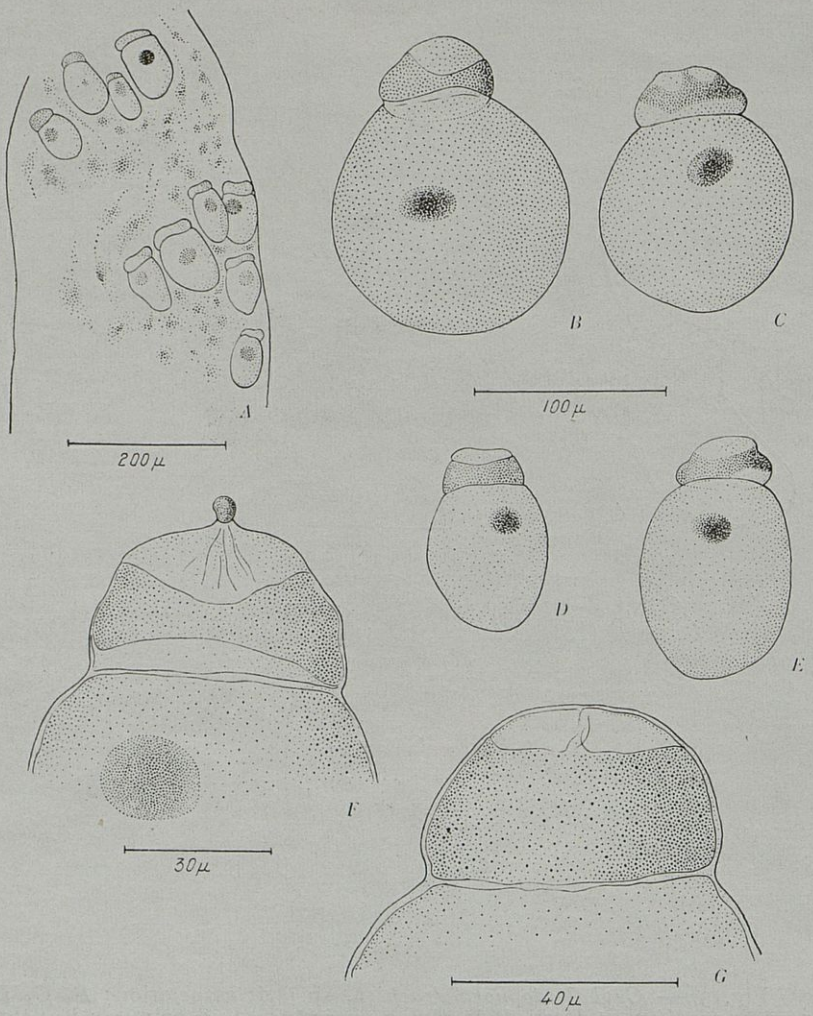


Fig. 4. — *Cephaloidophora knoepffleri* n. sp.; *A*, groupe de sporadins dans le cæcum gastrique de l'hôte; *B-E*, sporadins isolés (on remarque la forme globuleuse des exemplaires figurés en *B* et *C*); *F*, détail de la région antérieure d'un céphalin; *G*, détail de la région antérieure d'un sporadin.

Le noyau ovalaire mesure de 20 à 30 μ dans son plus grand axe. Une espèce de *Cephaloidophora*, *C. fossor* a été décrite chez *Pinnotheres pisum* (L.) par LÉGER (1901) et fut revue par LÉGER et DUBOSCQ (1903, 1909).

Notre espèce se distingue de *C. fossor* par plusieurs caractères et tout d'abord par le fait que les sporadins isolés se rencontrent dans les cæcums alors que chez *C. fossor* on a affaire à des associations présentes dans l'intestin de l'hôte.

D'autre part, si on se reporte à l'unique figure connue d'une association de *C. fossor* donnée par LÉGER et DUBOSCQ (1909), on voit que la constriction au niveau du septum est à peine indiquée, la base du protomérite étant aussi large que le deutomérite, alors que chez notre espèce, on observe toujours une constriction très nette.

De plus, cette Grégarine présente des formes globuleuses qui n'ont pas été signalées chez *C. fossor*.

Pour ces diverses raisons, nous considérons la présente espèce comme nouvelle et la dédions à M. L.-Ph. KNOEPFFLER qui a bien voulu nous aider dans ces recherches, la nommant *C. knoepffleri* n. sp.

FAMILLE DES *POROSPORIDAE* Labbé 1899

Cette famille comprend des Grégarines hétéroxènes effectuant leur cycle alternativement chez des Crustacés Décapodes (phase végétative) et des Mollusques Lamellibranches (gamogonie et sporogonie).

Le genre *Porospora* A. Schneider comprenait jusqu'ici les cinq espèces citées par LÉGER et DUBOSCQ (1925). Ce sont : *P. gigantea* E. Van Beneden [*Homarus gammarus* (L.)], *P. nephropis* Léger et Duboscq (*Nephrops norvegicus* L.), *P. portunidarum* (Frenzel) (*Carcinus maenas mediterranea*, *Portunus arcuatus*), *P. legeri* de Beauchamp (*Eriphia spinifrons* Herbst) et enfin, *P. maraisi* Léger et Duboscq (*Portunus* = *Macropipus depurator*).

Comme l'écrivaient avec raison LÉGER et DUBOSCQ (1925, p. 129) : « La liste des espèces de ce genre s'allongera certainement quand on étudiera avec soin les Grégarines des Crustacés Décapodes ».

C'est ainsi que nous décrirons ici deux nouvelles *Porospora* : *P. grassei* n. sp. et *P. petiti* n. sp. et que nous donnerons des précisions sur certains stades évolutifs et divers détails morphologiques relatifs à *P. portunidarum* (Frenzel).

Nous rattacherons à la famille des *Porosporidae* le curieux genre *Pachyporospora* Théod. 1961.

Comme nous l'avions déjà fait remarquer dans une note antérieure (THÉODORIDÈS, 1961), il semble que certaines confusions aient été faites par divers auteurs dans la description de certains stades évolutifs des *Porosporidae* qui en fait appartiendraient à des *Cephaloidophoridae*.

Ceci tient en partie à ce que la gamogonie et la sporogonie de ces Grégarines survenant chez les Mollusques ont été souvent mieux étudiées (*cf.* notamment HATT, 1931) que le développement des stades végétatifs qui a lieu chez des Crustacés Décapodes.

Suivant les conceptions de LÉGER et DUBOSCQ et de HATT, résumées par P. GRASSÉ (1953), les stades de *Porosporidae* évoluant chez les Crustacés comprendraient : un sporozoïte fixé à l'épithélium intestinal qui donnerait un premier céphalin, puis ce dernier abandonnerait l'intestin et deviendrait l'élément constitutif d'associations qui se fixeraient ultérieurement à la muqueuse intestinale (hypercéphalins), s'en détachant ensuite pour donner des hypersporadins, puis des kystes producteurs de gymnospores.

En fait, d'après les observations poursuivies à Banyuls et l'examen des figures de LÉGER et DUBOSCQ et de HATT, il semble bien que certaines des associations représentées par ces auteurs, dans lesquelles le satellite a un protomérite distinct avec septum bien caractérisé appartiennent à des *Cephaloidophoridae*, car chez les satellites des chaînes de *Porosporidae*, nous avons noté que le septum faisait totalement défaut ou qu'il était remplacé par une simple strie n'atteignant pas de chaque côté l'épicyte de la Grégarine (*cf.* fig. 5, *F*).

Au contraire, si on interprète ces associations comme étant celles de *Cephaloidophoridae*, ce qui semble être licite vu leur ressemblance morphologique avec celles-ci, on n'a plus besoin de faire appel aux notions d'hypercéphalins et hypersporadins qui seraient des stades exceptionnels chez les Eugrégarines.

Cette interprétation semble particulièrement appliquable aux figures de *Porospora nephropis* données par HATT (1931 p. 392-393) qui correspondent certainement à une *Cephaloidophora*.

De plus, le parasitisme simultané des Crustacés Décapodes par deux familles distinctes de Grégarines serait tout à fait conforme à ce que l'on a déjà observé dans les relations hôtes-parasites de ces Protozoaires, chez d'autres Invertébrés.

De même que les *Stylocephalidae* sont des parasites anciens phylogéniques, infestant exclusivement les Coléoptères Ténébrionides (*cf.* THÉODORIDÈS et PIERRE, 1960), infestés secondairement par des *Gregarinidae*, parasites récents, écologiques et euryxènes, les

Porosporidae seraient des parasites phylogéniques de Crustacés Décapodes infestés secondairement par les *Cephaloidophoridae* (d'ailleurs très voisins morphologiquement des *Gregarinidae*, comme nous l'avons dit précédemment) parasites récents, écologiques.

Notons cependant que la localisation dans le tube digestif de l'hôte diffère pour ces deux familles : les *Cephaloidophora* que nous avons observées étaient toutes dans les cæcums gastriques antérieurs, alors que les *Porosporidae* se trouvaient dans l'intestin moyen et postérieur (*cf.* fig. 1).

Les observations que nous serons amené à faire ultérieurement diront si ces hypothèses se trouvent confirmées dans tous les cas. Notons qu'il existe un autre genre appartenant à la famille des *Porosporidae* : *Nematopsis* A. Schneider; il se distingue de *Porospora* car il forme des sporocystes monozoïques alors que dans ce dernier genre, les sporozoïtes restent nus dans les leucocytes des Mollusques hôtes.

Des espèces de ce genre ont été étudiées par divers auteurs américains (Prytherch, 1940, Sprague et Orr, 1955, Kruse, 1959).

D'après les figures données par Prytherch, pour ce qui est du cycle de *Nematopsis ostrearum*, il semble que cet auteur ait eu en réalité affaire à deux Grégarines différentes dont l'une est probablement une *Cephaloidophoridae*.

Notons que l'on ne peut d'ailleurs savoir si on est en présence de *Porospora* ou de *Nematopsis* d'après les stades végétatifs évoluant chez les Crustacés.

Le seul auteur qui ait essayé d'individualiser ces deux genres est Hatt (1931).

Pour lui, la nature de l'hôte entrerait également en ligne de compte, en plus du critère que constitue la morphologie des spores. *Porospora* dépourvu de sporocystes (sporozoïtes nus) serait un parasite ancien infestant des Macroures alors que *Nematopsis* avec ses sporocystes monozoïques serait plus évolué et parasiterait uniquement des Brachyoures.

Et Hatt appuie sa façon de voir par le fait que les Macroures seraient plus anciens phylogénétiquement que les Brachyoures.

Ceci l'amène à considérer plusieurs des *Porospora* de Crustacés Décapodes citées par Léger et Duboscq (1925), à savoir *P. portunidarum* et *P. legeri*, comme des *Nematopsis*.

Cette interprétation nous semble discutable, car on peut admettre que l'absence de sporocyste est au contraire un caractère évolué et non primitif.

D'ailleurs certains auteurs, tels Sprague (1954) et Kruse (1959) ont décrit comme *Nematopsis* (*N. penaeus* Sprague) une *Porosporidae* évoluant chez des Macroures (*Penaeus* spp.).

Nous jugeons donc plus prudent, dans le présent travail, d'adopter la terminologie de LÉGER et DUBOSCQ et de considérer les Porosporides de Brachyoures comme appartenant au genre *Porospora*

Voyons maintenant les espèces appartenant à cette famille observées dans la région de Banyuls.

5. *Porospora gigantea* E. Van Beneden

Hôte : *Homarus gammarus* (L.), Banyuls, mai 1961.

La dissection du tube digestif d'un Homard nous a permis de mettre en évidence un kyste de Grégarine mesurant 300 μ de diamètre que nous rapportons à cette espèce.

Ce kyste mis en observation pour obtention des gymnospores a malheureusement périclité par suite d'une infection bactérienne.

6. *Porospora portunidarum* (Frenzel)

Hôte : *Carcinus maenas mediterranea* Czerniavsky, étang de Salses (Aude), septembre 1961.

Il était intéressant de retrouver cette Grégarine décrite par Frenzel (1885) sous le nom d'*Aggregata portunidarum* chez *Portunus arcuatus* et *Carcinus maenas* (= *C. maenas mediterranea*) de Naples et qui n'avait, semble-t-il, pas été redécrite et figurée depuis LÉGER et DUBOSCQ (1911), HATT (1931) ne la mentionnant que tout à fait incidemment dans son mémoire sur les Porosporides.

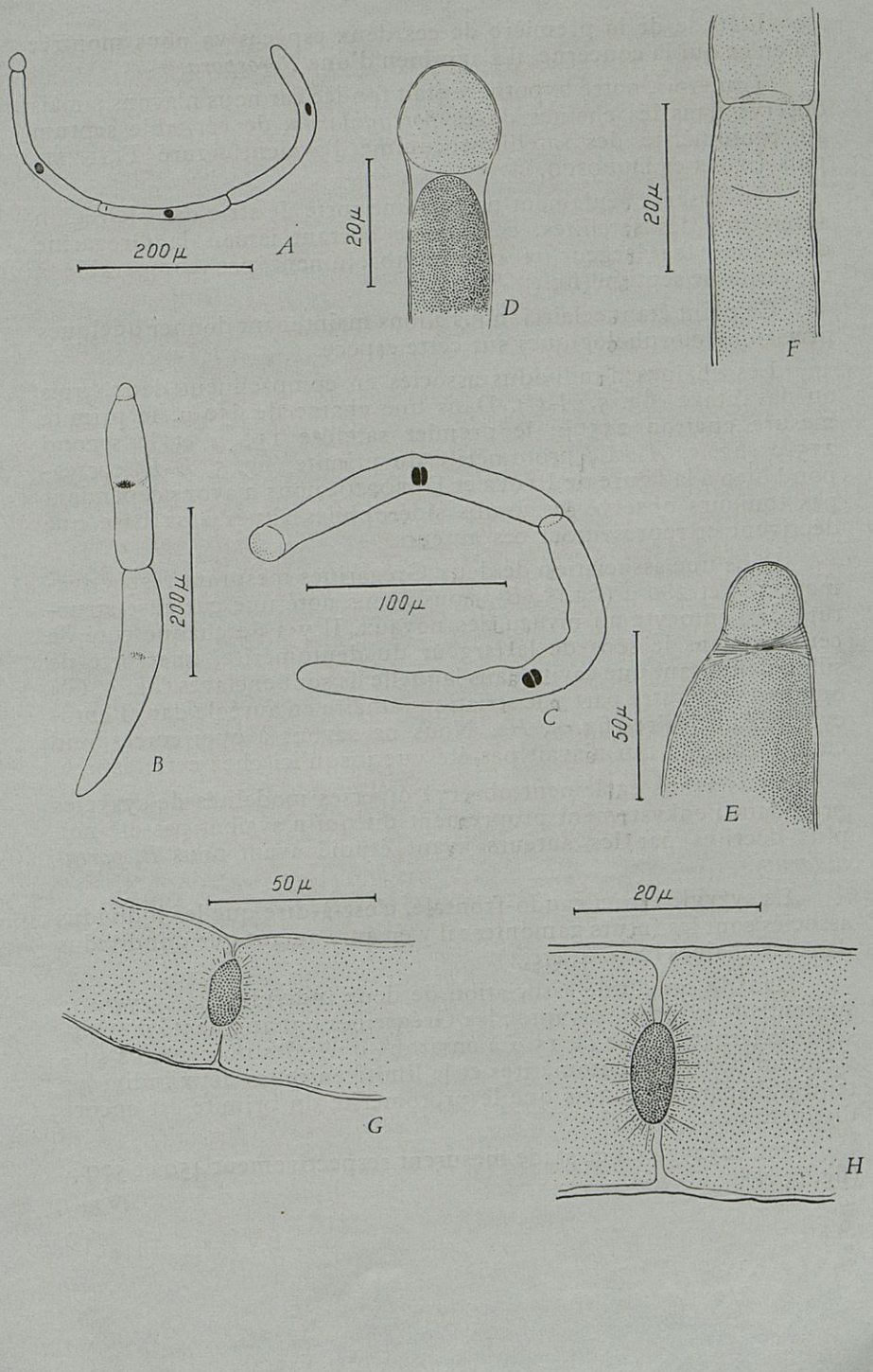
Grâce aux exemplaires observés en 1961, nous sommes maintenant en mesure de préciser certains points de la morphologie et du cycle de cette espèce.

Mais nous ferons d'abord quelques remarques concernant la position taxinomique de *P. portunidarum.*

Dans une note préliminaire (THÉODORIDÈS, 1961), nous avions fait état d'une confusion possible entre *Cephaloidophoridae* et *Porosporidae*, comme nous l'avons rappelé ci-dessus.

Nous avions notamment supposé que *Porospora portunidarum* et *P. nephropis* (cette dernière espèce *pro parte*) pourraient appartenir en fait aux *Cephaloidophoridae.*

Fig. 5. — *Porospora portunidarum* (Frenzel); *A*, chaîne de trois individus; *B*, *C*, associations de deux individus; *D*, *E*, détail du protomérite de deux primites (le sarcocyte est bien visible en *E*); *F*, détail de la jonction d'un primite (en haut) et d'un satellite (en bas); on note la strie tenant lieu de véritable septum; *G*, *H*, détails de la région périnucléaire du satellite figuré en *B*.


200μ
A
20μ
D
20μ
F
200μ
B
100μ
C
50μ
E
50μ
G
20μ
H

L'étude de la première de ces deux espèces va nous montrer qu'en ce qui la concerne, il s'agit bien d'une *Porospora*.

Toutefois, notre hypothèse était fondée car nous n'avons jamais observé dans les chaînes de *P. portunidarum* de véritable septum au protomérite des satellites, comme l'avaient figuré FRENZEL, puis LÉGER et DUBOSCQ.

On observe seulement parfois une sorte de strie dans la région antérieure des satellites, celle-ci ne barrant jamais la Grégarine dans toute sa largeur et n'étant absolument pas comparable à un véritable septum (fig. 5, *F*).

Ce point étant éclairci, nous allons maintenant donner quelques précisions morphologiques sur cette espèce.

Les chaînes d'individus associés en comprennent deux, trois ou davantage (fig. 5, *A-C*). Dans une chaîne de 650 μ, le primite mesure environ 255 μ, le premier satellite 150 μ et le second 275 μ (fig. 5, *A*). Le protomérite du primite (fig. 5, *D-E*) correspond bien à la figure de LÉGER et DUBOSCQ; nous n'avons cependant pas toujours observé les grains sidérophiles situés à sa base que décrivent et représentent ces auteurs.

Dans une association de deux Grégarines mesurant respectivement 225 et 280 μ (fig. 5, *B*), nous avons noté une curieuse structure de l'entocyte au niveau des noyaux. Il y a de chaque côté de ceux-ci, dans le sens de la largeur du deutomérite, une sorte de sillon délimitant une cavité dans laquelle ils sont enclavés (fig. 5, *G*); on observe d'autre part une striation radiaire en auréole dans l'entocyte périnucléaire (fig. 5, *H*). Nous ne savons à quoi correspond cette formation qui n'avait pas été vue jusqu'ici chez cette espèce.

Nous avons également observé diverses modalités de syzygies précédant l'enkystement proprement dit qui n'avaient pas été non plus décrites par les auteurs ayant étudié avant nous *P. portunidarum*.

La syzygie est ici caudo-frontale, c'est-à-dire que les individus associés sont les futurs gamontes; il y en aura autant que d'individus dans les chaînes (2, 3, 4, etc...).

Dans le cas d'une association de deux individus, la syzygie se présente de la façon suivante : les Grégarines ont augmenté d'épaisseur (la largeur passe de 15 μ à environ 50 μ); des plissements surviennent dans les deutomérites et la limite entre les deux individus tend à disparaître tandis que le protomérite du primite est encore distinct.

Deux syzygies à ce stade mesurent respectivement 450 et 500 μ (fig. 6, *A*).

On observe au sommet du protomérite du primite de ces stades un petit mucron qui doit représenter la cicatrice de l'épimérite (fig. 6, B).

A un stade ultérieur, le nombre des plissements augmente et les deux individus se recroquevillent l'un contre l'autre (fig. 6, *C*). Nous avons également observé des stades semblables mais où le nombre d'individus en syzygie était de trois (fig. 6, *D*) ou de quatre (fig. 6, *E*).

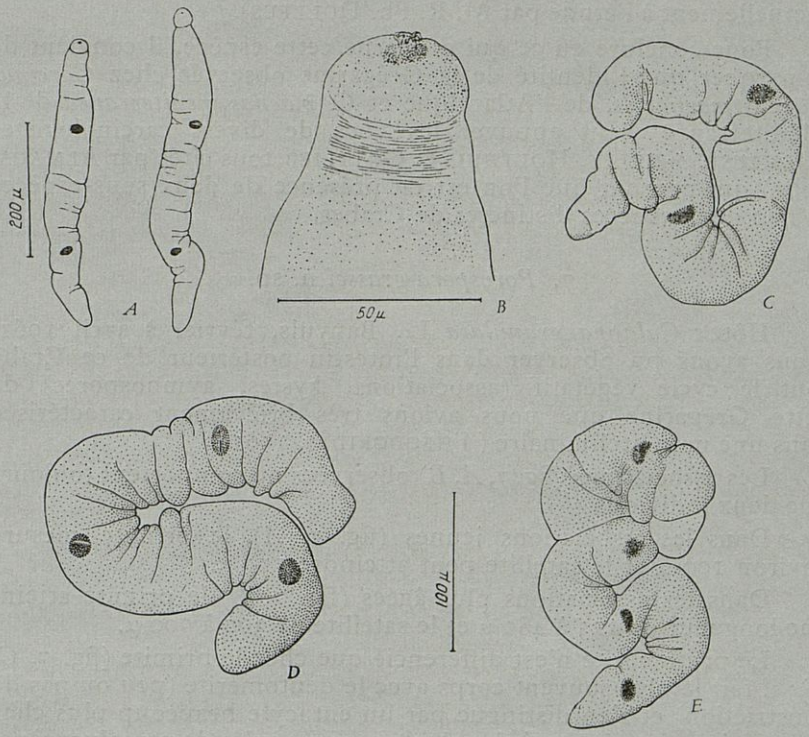


Fig. 6. — *Porospora portunidarum* (Frenzel); *A*, deux syzygies; *B*, détail du protomérite d'une syzygie; *C*, stade ultérieur d'une syzygie de deux individus ; *D*, *id.* de trois individus ; *E*, *id.* de quatre individus.

On a, dans de tels cas, l'image curieuse et paradoxale d'un Protiste plurinucléé que l'on retrouvera encore plus accentuée chez *Pachyporospora laubieri* Théod.

Nous ferons enfin quelques remarques concernant l'infestation des *Carcinus* méditerranéens par cette Grégarine.

Il semble que cette infestation soit limitée aux Crabes de certains étangs saumâtres; c'est ainsi que LÉGER et DUBOSCQ avaient déjà noté que tous les individus de l'étang de Pérols (Hérault) étaient parasités par *P. portunidarum* tandis que ceux de l'étang de Thau en étaient indemnes, mais porteurs de Sacculines.

De notre côté, nous n'avons trouvé cette Grégarine que chez les *Carcinus* de l'étang de Salses où HATT (1931) l'avait également observée, ceux de l'étang de Sigean en étant indemnes, mais ayant l'hépatopancréas bourré de larves d'un Trématode digénétique (actuellement à l'étude par M. R. Ph. DOLLFUS).

Pour conclure en ce qui concerne cette espèce, il convient de remarquer que l'identité de la Grégarine observée chez *Carcinus maenas maenas* L. de l'Atlantique et *C. maenas mediterranea* de la Méditerranée vient appuyer les vues de divers carcinologistes (DEMEUSY, VEILLET, HOLTHUIS et GOTTLIEB, tous cités par ALMAÇA, 1961) qui pensent que l'on est en présence de deux sous-espèces et non deux espèces distinctes de Crabes.

7. *Porospora grassei* n. sp.

Hôte : *Calappa granulata* L., Banyuls, février à avril 1961. Nous avons pu observer dans l'intestin postérieur de ce Crabe tout le cycle végétatif (associations, kystes, gymnospores) de cette Grégarine que nous avions très brièvement caractérisée dans une note préliminaire (THÉODORIDÈS, 1961).

Les associations (fig. 7, *A*, *B*) observées ne comportent toujours que deux individus.

Dans les associations jeunes (fig. 7, *A*), le primite mesure environ 100 μ et le satellite peut atteindre 150 μ.

Dans les associations plus âgées (fig. 7, *B*) le primite atteint une longueur de 225 à 480 μ et le satellite de 300 à 700 μ.

Le protomérite n'est différencié que chez le primite (fig. 7, *C*, *D*); il fait le plus souvent corps avec le deutomérite (peu ou pas de constriction) et s'en distingue par un entocyte beaucoup plus clair qui contient dans la partie basale de gros granules de paraglycogène. L'entocyte du deutomérite est finement ponctué et l'on voit nettement, à un fort grossissement, un myocyte bien développé avec de nombreux myonèmes; ceux-ci sont particulièrement bien visibles à la base du protomérite (fig. 7, *C*).

Le noyau est assez volumineux et mesure de 15 à 20 μ de diamètre (fig. 7, *F*). La jonction entre primite et satellite est caractérisée par un épicyte commun sans septum (fig. 7, *E*) et le satellite ne possède jamais de protomérite. Il n'y a pas même de strie dans la région antérieure de ce dernier comme chez *P. portunidarum*.

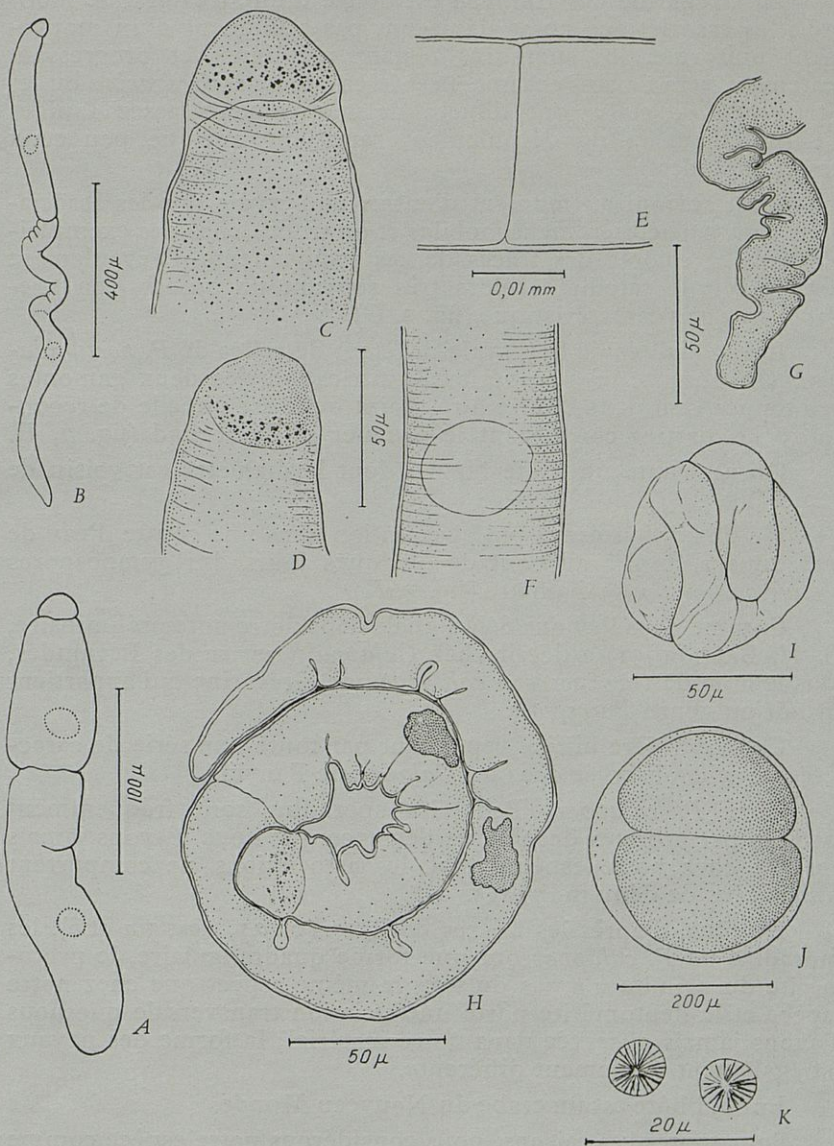


Fig. 7. — *Porospora grassei* n. sp.; *A*, *B*, associations; *C*, *D*, protomérites de deux primites; *E*, détail de la jonction du primite (à droite) et du satellite (à gauche); *F*, région du noyau; *G*, détail de la partie postérieure d'un satellite; *H*, *I*, syzygies; *J*, kyste; *K*, gymnospores.

La Grégarine des *Calappa* est douée d'une très grande motilité : les associations ne se déplacent pas seulement d'un mouvement uniforme, les sporadins restant rectilignes et progressant lentement vers l'avant comme c'est le cas chez les *Gregarina* ou les *Stylocephalus*, mais sont douées de mouvements assez rapides d'enroulement et de déroulement rappelant quelque peu ceux des Nématodes.

C'est surtout au moment d'entrer en syzygie que les associations sont particulièrement mobiles et on trouve chez des exemplaires fixés et colorés des traces de ces mouvements d'enroulement (fig. 7, *H*); le satellite a alors très souvent un aspect « en tire-bouchon » très caractéristique (fig. 7, *G*).

Les modalités de la syzygie diffèrent de celles de *P. portunidarum*. On observe ici une véritable intrication des deux gamontes pelotonnés l'un dans l'autre à tel point qu'il est difficile de reconnaître les parties constituant le premier ou le second (fig. 7, *I*).

On a ensuite un kyste biparti dont le diamètre est voisin de 300 μ (fig. 7, *J*).

Un de ces kystes mis en observation dans une goutte d'eau de mer nous a donné au bout de quelques jours des gymnospores d'environ 6 à 7 μ de diamètre (fig. 7, *K*).

Comme nous l'avions déjà signalé dans notre note préliminaire, G. H. Ball (1951) a décrit chez *Calappa flammea* des Bermudes, sous le nom de *Carcinoecetes calappae* une Grégarine qui appartient en fait au genre *Porospora*.

Cette dernière diffère cependant par toute une série de caractères de celle observée chez les *Calappa* de Banyuls.

Chez *P. calappae* (Ball), les sporadins sont fréquemment associés par groupes de plus de deux, ce que nous n'avons jamais observé chez notre espèce dont les associations ne comportent jamais plus de deux individus.

De plus, d'après les figures de Ball (pl. 35, figs. 7 *a* et *b*), les sporadins de *P. calappae* ont une forme quadrangulaire, le protomérite du primite n'a pas du tout le même aspect que chez notre espèce et le deutomérite porte une striation transversale que nous n'avons jamais observée dans notre matériel; la forme des noyaux est également totalement différente.

Enfin, l'hôte est un crabe du Nouveau Monde.

Pour toutes ces raisons, nous considérons notre espèce comme inédite et la nommons *Porospora grassei* n. sp., en respectueux hommage au Professeur P. Grassé, Membre de l'Institut.

8. *Porospora petiti* n. sp.

Hôte : *Goneplax angulata* (Penn.), Banyuls, avril 1961.

Cette Grégarine dont nous avons observé les associations et les syzygies semble peu commune : sur 5 *Goneplax* examinés, un seul était infesté.

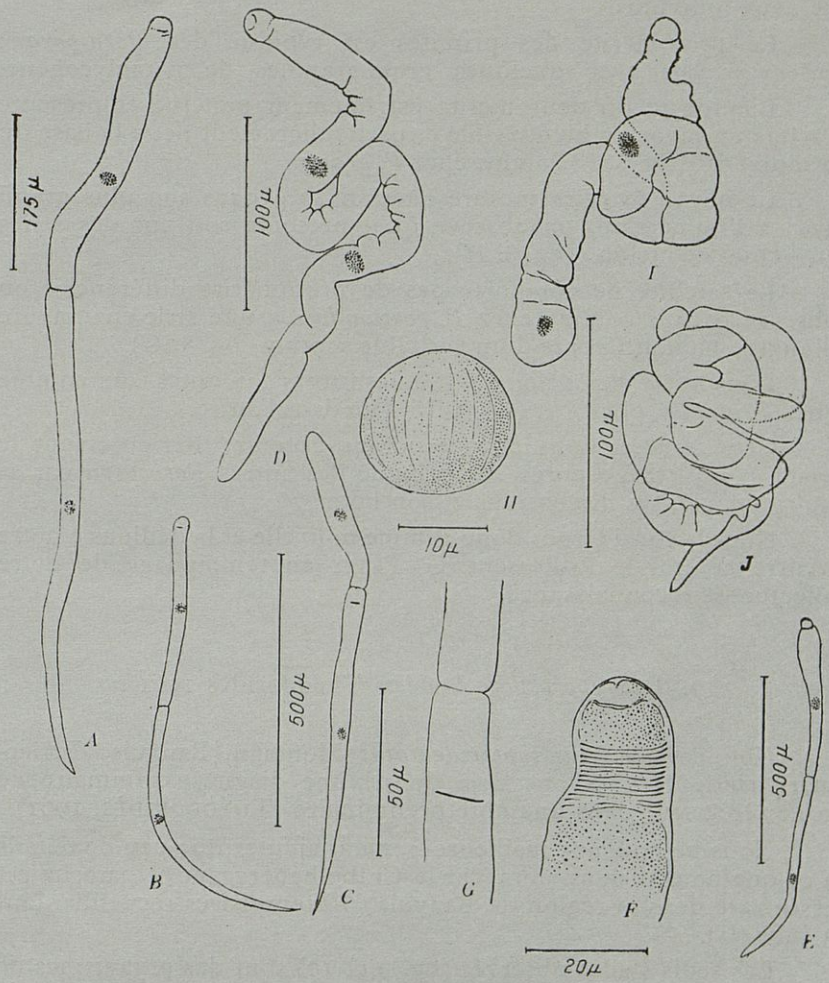


Fig. 8. — *Porospora petiti* n. sp.; *A-E*, associations; *F*, détail de la région antérieure d'un primite; *G*, détail de la jonction du primite et du satellite (comparer avec la fig. 5, *F*); *H*, noyau; *I*, *J*, syzygies.

Dans les associations (fig. 8, *A-E*), le primite est toujours plus court que le satellite terminé en pointe. Voici les mesures de cinq de celles-ci (en microns) : association 1 (primite : 300; satellite : 620); association 2 (primite : 350, satellite : 530); association 3 (primite : 350, satellite : 535); association 4 (primite : 400, satellite : 600); association 5 (primite : 450; satellite : 550).

Nous n'avons pas remarqué d'association comportant plus de deux individus.

Le protomérite des primites est typique des *Porospora* : entocyte clair avec quelques gros granules de paraglycogène.

L'entocyte du deutomérite est finement ponctué et présente parfois un myocyte bien visible et particulièrement net à la base du protomérite (fig. 8, *F*) comme chez *P. grassei*.

Le noyau ovalaire mesure environ 20 μ dans son plus grand axe; à l'immersion, on observe qu'il présente souvent des stries en « côtes de melon » (fig. 8, *H*).

Le satellite ne comporte pas de protomérite différencié; on observe parfois comme chez *P. portunidarum* une strie en « rayure d'ongle » bien différente d'un véritable septum (fig. 8, *G*).

Dans les syzygies (fig. 8, *I*, *J*), les futurs gamontes sont comme chez *P. grassei*, plissés et entortillés l'un dans l'autre.

Cette espèce, dont nous espérons obtenir ultérieurement le kyste et les gymnospores, se distingue des autres *Porospora* par sa morphologie, ses dimensions et son hôte.

Nous la considérons donc comme nouvelle et la dédions à notre Maître et ami le Professeur G. Petit en témoignage de notre affectueuse reconnaissance.

9. *Pachyporospora laubieri* Théodoridès 1961

Hôte : *Atelecyclus septemdentatus* Montagu, Banyuls, février-mars 1961. Nous avons déjà donné une diagnose sommaire de cette Grégarine dans une note préliminaire (Théodoridès, 1961).

Nous ne pouvons malheureusement ajouter que peu de détails à ce que nous disions alors, car le Crabe hébergeant ce parasite est assez rare dans la région de Banyuls (6 exemplaires recueillis dont 3 infestés).

Les seuls stades observés (fig. 9 et 10) sont des organismes de 500 à plus de 700 μ de long sur presque 200 μ de large résultant de la fusion totale de plusieurs individus car on observe jusqu'à trois noyaux sans aucune trace de septa.

La partie antérieure, qui représente le primite, possède un protomérite lobé à entocyte clair ponctué de gros granules de paraglycogène (fig. 9 et 10, *A* et *B*), sans septum le séparant des deutomérites fusionnés.

L'entocyte des deutomérites est finement et densément ponctué; il est bordé par un épicyte très net et entre les deux, on voit souvent un myocyte à myonèmes bien développés (fig. 10, *C*).

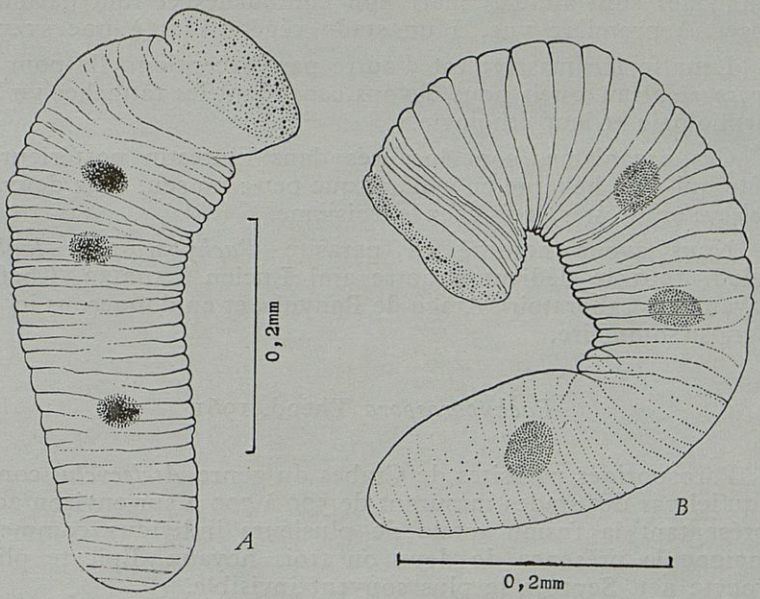


Fig. 9. — *Pachyporospora laubieri* Théod.; *A*, *B*, deux exemplaires résultant de la fusion de trois individus entre lesquels on note l'absence totale de cloisonnement (d'après Théodoridès, 1961).

Ces deutomérites sont fortement plissés; il s'agit de plis épicytaires entaillant assez profondément l'entocyte et rappelant les annélations des Actinocéphalides et Stylocéphalides.

Comme nous l'avons dit plus haut, pas de septa dans les deutomérites; chez un organisme à deux noyaux (fig. 10, *B*, *D*), nous avons cependant observé une sorte de pli dans la région antéro-médiane qui représenterait peut-être la trace d'un septum.

Les noyaux ovalaires au nombre de deux ou de trois sont très chromophiles et peuvent atteindre 40 μ sur plus de 20 μ.

La morphologie de ces curieux parasites que nous avions eu tout d'abord du mal à interpréter peut s'expliquer à la lumière de ce que nous avons observé précédemment chez *P. portunidarum* où des syzygies d'individus ayant perdu leurs septa ont l'apparence de Protistes plurinucléés (*cf.* fig. 6); mais, dans ce dernier cas, on observe toujours des traces de ces septa et divers plis permettant de voir que l'on a affaire à plusieurs individus.

Ici, au contraire, il n'y a plus trace de ces séparations, les organismes sont annelés mais non contournés et font davantage penser, à première vue, à un stade végétatif qu'à une syzygie.

Leur forme massive est d'autre part exceptionnelle pour des *Porosporidae* auxquels nous devons cependant les rattacher vu leur morphologie et leur éthologie.

Ces organismes sont localisés dans l'intestin postérieur de l'hôte qui n'en héberge en général que peu : un seul chez deux des *Atelecyclus* infestés, trois chez le troisième.

Nous avons nommé ce parasite *Pachyporospora laubieri* Théod. 1961 le dédiant à notre ami Lucien Laubier, Chef de Travaux au Laboratoire Arago de Banyuls, et en donnerons ici une diagnose sommaire.

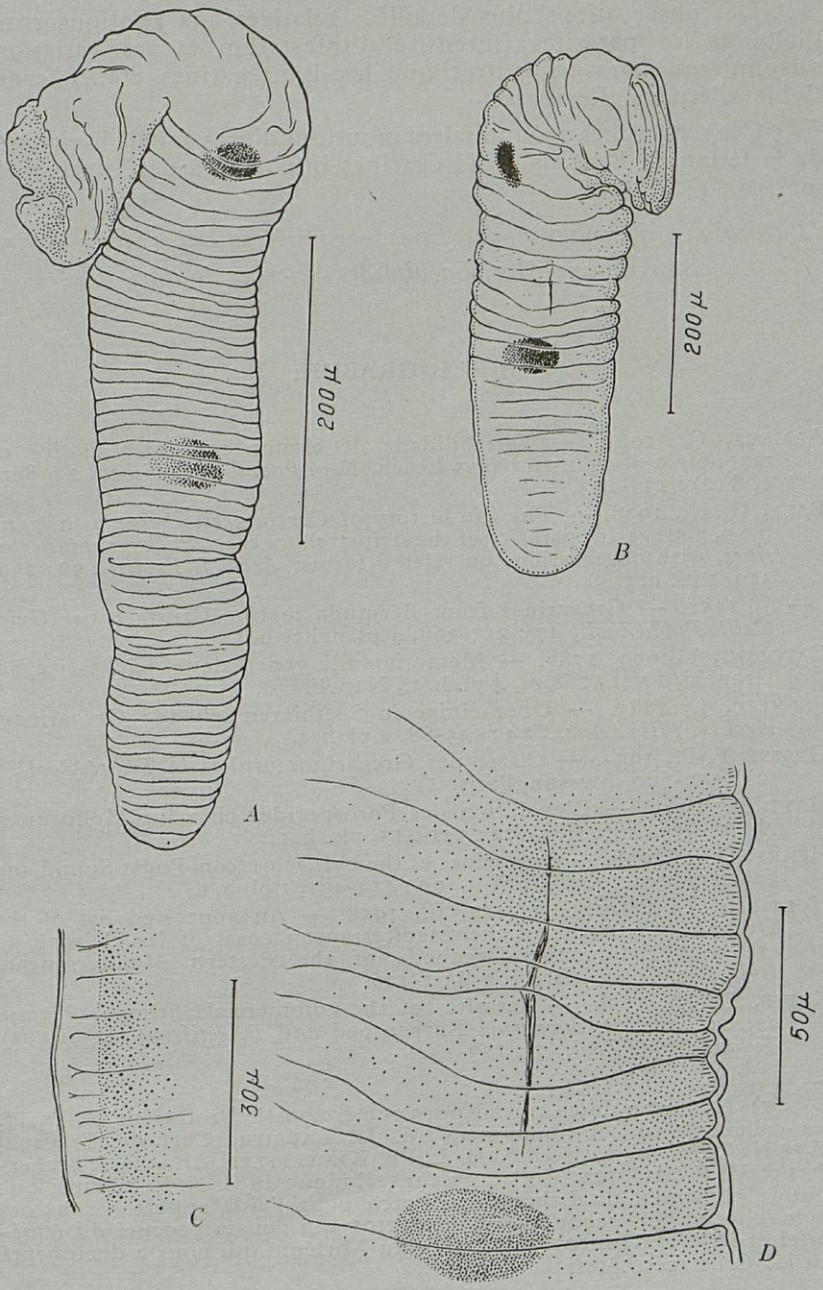
Pachyporospora Théod. 1961

Porosporides parasites de Crabes du genre *Atelecyclus* connus jusqu'ici par des stades mesurant de 500 à 700 μ sur environ 200 μ représentant la fusion totale de plusieurs individus comme en témoigne la présence de deux ou trois noyaux. Epicyte plissé, myocyte net. Septum le plus souvent invisible.

Une seule espèce décrite : *P. laubieri* Théod. parasite du Crabe *Atelecyclus septemdentatus*, Banyuls.

Telles sont les espèces observées à Banyuls en 1961. Nous comptons poursuivre ces recherches qui amèneront vraisemblablement la mise en évidence d'autres *Cephaloidophoridae* et *Porosporidae*.

Fig. 10. — *Pachyporospora laubieri* Théod.; *A*, *B*, deux exemplaires à deux noyaux; *C*, détail du deutomérite (de gauche à droite : épicyte, myocyte, entocyte); *D*, détail de l'exemplaire *B*, montrant une sorte de pli antéro-médian.


200 µ
A
200 µ
B
30µ
C
50µ
D

Des observations plus détaillées relatives aux relations entre l'hôte et les parasites (intensité d'infestation et ses variations saisonnières, parasites autres que les Eugrégarines etc...) feront l'objet d'études ultérieures.

Ces recherches préliminaires montrent d'ores et déjà la richesse de la faune de Banyuls en Grégarines inféodées à des Invertébrés marins. (1)

(Laboratoire d'Évolution des Êtres organisés et Laboratoire Arago, Banyuls-sur-Mer, Faculté des Sciences de Paris)

BIBLIOGRAPHIE

ALMAÇA, C., 1961. — Variabilidade de alguns caracteres usados na taxonomia do gen. *Carcinus* Leach. *Rev. Fac. Cienc. Lisboa*, 2 a Sér., c, **8** (2) : 137-153.

BALL, G. H., 1938. — The life history of *Carcinoecetes hesperus* n. gen., n. sp. a gregarine parasite of the striped shore crab, *Pachygrapsus crassipes*, with observations on related forms. *Arch. f. Protist.*, **90** : 299-319, 1 pl. h. t.

— , 1951. — Gregarines from Bermuda marine Crustaceans. *Univ. Calif. Publ. Zool.*, **47** : 351-368, 4 planches h. t.

CAVOLINI, Filippo, 1787. — Memoria sulla generazione dei Pesci e dei Granchi, 1 vol., 268 p., 4 pl. h. t., Napoli.

FRENZEL, J., 1885. — Uber einige in Seethieren lebende Gregarinen. *Arch. f. Mikr. Anat.*, **24** : 545-88, 2 pl. h. t.

GRASSÉ, P.-P., 1953. — Classe des Grégarinomorphes *in Traité Zool.*, 1 (2) : 550-690, Masson, Paris.

HATT, P., 1931. — L'évolution des Porosporides chez les Mollusques. *Arch. Zool. Exp. Gén.*, **72** : 341-415, pls. h. t.

HENRY, D. P., 1938. — Gregarines of the barnacles from Puget Sound and adjacent areas. *Arch. f. Prot.*, **90** : 414-431, 1 pl. h. t.

HOLTHUIS, L. B. et GOTTLIEB, E., 1958. — An annotated list of the Decapod Crustacea of the Mediterranean coast of Israel, with an appendix listing the Decapoda of the Eastern Mediterranean. *Bull. Res. Council Israel*, 7 B : 1-126.

KRUSE, D. N., 1959. — Parasites of the commercial shrimps, *Penaeus aztecus* Ives, *P. duorarum* Burkenroad and *P. setiferus* (Linnaeus). *Tulane Stud. Zool.*, 7 : 123-144.

---

(1) Au terme de ce travail nous remercions le Professeur G. PETIT, ses collaborateurs et notamment M. L. LAUBIER, Chef de Travaux, M^me^ N. COINEAU, Assistante, M. L. Ph. KNOEPFFLER, Attaché de recherches et M. R. MIZOULE, Collaborateur technique du C.N. R. S., ainsi que tout le personnel du Laboratoire Arago pour l'aide apportée dans ces recherches et également M. Cl. MONNIOT qui nous a procuré du matériel et M^me^ D. GUINOT, Assistante au Muséum qui nous a documenté sur les Crustacés hôtes.

LABBÉ, A., 1899. — *Sporozoa* in *das Tierreich*, **5**, 180 pages.

LÉGER, L., 1901. — Sur une nouvelle Grégarine parasite des Pinnothères des moules. *C. R. Acad. Sci.*, **132** : 1343-46.

LÉGER, L., DUBOSCQ, O., 1903. — *Aggregata vagans* n. sp. Grégarine gymnosporée parasite des Pagures. *Arch. Zool. Exp. Gén.*, 4e **série**, I : CXLVII-CLI.

— , 1907. — L'évolution des *Frenzelina* (n. g.) Grégarines intestinales de Crustacés Décapodes. *C. R. Acad. Sci.*, **145** : 773-774.

— , 1908. — L'évolution schizogonique de l'*Aggregata (Eucoccidium) eberthi* Labbé. *Arch. f. Prot.*, **12** : 44-108, 3 pl. h. t.

— , 1909. — Études sur la sexualité chez les Grégarines. *Ibid.* **17** : 19-134, 5 pl. h. t.

— , 1911. — Deux Grégarines de Crustacés. *Porospora portunidarum* Frenz. (*sic.*) et *Cephaloidophora maculata n. sp. Arch. Zool. Exp. Gén.*, 5e **série**, VI : LIX-LXX.

— , 1915. — *Porospora nephropis* n. sp. *C. R. Soc. Biol.*, **78** : 368-371.

— , 1925. — Les Porosporides et leur évolution. *Trav. Stat. Zool. Wimereux*, **9** : 126-139, 1 pl. h. t.

MAVRODIADI, P., 1908. — Les balanes de la Mer Noire et les Grégarines leurs parasites *(sic)*. (en russe). *Mém. Soc. Natur. Nouvelle-Russie* (Odessa), **32** : 101-133.

MERCIER, L., 1912. — *Cephaloidophora talitri* n. sp. Grégarine parasite du Talitre. *C. R. Soc. Biol.*, **72** : 38-39.

NOWLIN, N. et SMITH, I., 1917. — The intracellular development of a gregarine, *Frenzelina ampelisca* n. sp., *J. Parasit.*, **4** : 83-88.

PEARSE, A. S., 1932. — Observations on the ecology of certain fishes and Crustaceans along the bank of the Matla River at Port Canning. *Rec. Ind. Museum*, **34** : 289-298.

— , 1933. — Parasites of Siamese fishes and Crustaceans. *J. Siam. Soc. (Nat. Hist. Suppl.)*, **9** : 179-191.

PIXELL GOODRICH, H., 1949. — *Heliospora* n. g. and *Rotundula* n. g. Gregarines of *Gammarus pulex*. *Quart. J. Microsc. Sci.*, **90** : 27-35, 1 pl. h. t.

POISSON, R., 1920 *a*. — Cycle évolutif de la Grégarine du Talitre *(Cephaloidophora talitri)*. *C. R. Soc. Biol.*, **83** : 732-734.

— , 1920 *b*. — *Cephaloidophora brasili* n. sp. Grégarine parasite du tube digestif d'*Orchestia littorea* Mont. *C. R. Soc. Biol.*, **83** : 1396-1398.

— , 1921. — *Cephaloidophora echinogammari* n. sp., Grégarine parasite du tube digestif d'*Echinogammarus berilloni* Catta. *C. R. Soc. Biol.*, **84** : 73-75.

— , 1924. — Sur quelques Grégarines parasites de Crustacés observées à Luc-sur-Mer (Calvados.) *Bull. Soc. Zool. Fr.*, **49** : 238-248.

POISSON, R. et REMY, P., 1925. — Observations sur *Cephaloidophora orchestiae* n. sp. Grégarine intestinale d'*Orchestia bottae*. *Arch. Zool. Exp. Gén.*, **64** : 21-36.

PRYTHERCH, H. F., 1940. — The life-cycle and morphology of *Nematopsis ostrearum* sp. n., a Gregarine parasite of the mud crab and oyster. *J. Morphol*, **66** : 39-65, 1 pl. h. t.

SPRAGUE, V., 1954. — *Protozoa, in* Gulf of Mexico, its origin, waters and marine life. *Fish. Bull. U. S. Fish. and Wildlife Serv.*, **55** : 243-256.

SPRAGUE, V. et ORR, P. E., 1955. — *Nematopsis ostrearum* and N. *prytherchi (Eugregarinida, Porosporidae)* with special reference to the host-parasite relations. *J. Parasit.*, **41** : 89-104.

THÉODORIDÈS, J., 1961. — Sur la distinction entre les Grégarines des familles des *Cephaloidophoridae* et des *Porosporidae* parasites de Crustacés Décapodes. *C. R. Acad. Sci.*, **252** : 3640-3642.

THÉODORIDÈS, J. et PIERRE, F., 1960. — Grégarines Stylocéphalides et Coléoptères Ténébrionides. *Actes. IX^e Congrès int. Entomologie*, Vienne (sous presse).

WATSON KAMM, M., 1916. — Three new Gregarines from marine Crustacea. *J. Parasit.*, **2** : 129-136, 1 pl. h. t.,

— , 1922. — Studies on Gregarines II. *Ill. Biol. Monogr.*, **7** : 104 p., 4 pl.

ZVETKOV, V., 1928. — Zwei neue Gregarinen-Arten aus den Baikal Gammariden. *C. R. Acad. Sci. Russ. Léningrad, A*, 47-50.