

SUR LA PRÉSENCE D'UNE CERCAIRE DE TRÉMATODE CHEZ *CARDIUM EDULE* L. DANS LE BASSIN D'ARCACHON

par Jean-Pierre DELTREIL et Edouard HIS

La diminution progressive des aires de répartition de *Cardium edule* (la coque) dans le bassin d'Arcachon nous avait amenés au début de l'année 1968 et à l'issue de la saison de pêche à nous intéresser au problème de la survie et de l'exploitation du seul gisement important existant dans la partie la plus océanique de la baie, l'anse du banc d'Arguin. Les caractéristiques topographiques du milieu ont été décrites par ailleurs (DELTREIL et HIS, 1968). Au cours de cette étude préliminaire, nos observations avaient permis de définir les facteurs responsables de la survie et du développement de cette population de coques. La compétition de *Mytilus edulis*, l'instabilité de la plage, font que le maintien de ce gisement est lié de façon étroite à un apport annuel régulier et abondant de naissain.

C'est à l'occasion d'examen de produits sexuels que nous avons décelé la présence d'une forme larvaire de trématode qui envahissait de façon massive la gonade de certains individus. Les caractères morphologiques de ce parasite nous ont permis de l'identifier; il s'agit de la cercaire de *Bucephalus haimeanus* LACAZE-DUTHIERS (1854). C'est la forme typique de toute une famille de trématodes digéniques, les Bucéphalidés, parasites à l'état larvaire de nombreux mollusques lamellibranches. A notre connaissance, ce parasitisme chez les espèces marines n'a donné lieu en France à aucune étude particulière depuis HUET (1887-1888). Par contre, à l'étranger, sa découverte chez de nombreux lamellibranches d'intérêt commercial, Ostréidés en particulier, explique les travaux qui lui ont été consacrés. Il nous a paru intéressant de faire le point des résultats obtenus à ce jour ainsi que des nombreuses controverses auxquelles ils ont donné lieu. Nous décrirons enfin le bucéphale que nous avons rencontré et nous examinerons l'incidence du parasitisme sur *Cardium edule* au banc d'Arguin.

Les Bucéphalidés : problèmes d'espèce et de cycle.

La nomenclature des différentes cercaires de bucéphales successivement rencontrées chez les lamellibranches tant en milieu marin qu'en eau douce a donné lieu à des controverses multiples. Nous verrons qu'elles sont issues de la connaissance très imparfaite encore de nos jours du cycle biologique de ces trématodes.

La première forme, *Bucephalus polymorphus*, est signalée par VON BAER (1827) chez les espèces d'eau douce *Anodonta anatina* et *Unio pictorum*. Récemment, DE KINKELIN, BESSE, TUFFERY et JOLIVET (1966, 1967, 1968) au cours de l'étude d'une épizootie affectant les Cyprinidés de la Seine, la mentionnent en abondance chez *Dreissensia polymorpha*.

LACAZE-DUTHIERS (1854) décrit *Bucephalus haimeanus*, parasite d'*Ostrea edulis* L.. DIESING (1855) crée le sous-genre *Bucephalopsis* pour la forme larvaire de *B. haimeanus* (LACAZE-DUTHIERS, 1854) trouvée chez *Ostrea edulis* et *Cardium edule* aux îles Baléares. NICOLL (1954) élève *Bucephalopsis* au niveau du genre. MC CRADY (1874) découvre *Bucephalus cuculus* chez *Crassostrea virginica*. COLE (1935) signale *Bucephalus mytili* chez *Mytilus edulis* L..

Notons enfin que PALOMBI (1924), dans le golfe de Naples, mentionne la présence de ce type de cercaire chez les espèces suivantes : *O. edulis*, *C. edule*, *C. tuberculatum*, *Macra subtruncata*, *M. solida*, *Tapes decussatus*, *T. pullastra*, *T. aureus*.

Ainsi que le soulignent JAMES et BOWERS (1967) la famille des Bucéphalidés a donné lieu à de nombreuses controverses sur le plan systématique et sur les tentatives d'établissement des cycles biologiques. En ce qui concerne uniquement les formes parasites de l'huître, HOPKINS (1954-1957) définit deux espèces : *B. cucculus* (MC CRADY) chez *Crassostrea virginica* et *B. haimeanus* (LACAZE-DUTHIERS) - synonyme *Bucephalopsis haimeana* -, parasite chez *Ostrea edulis* et *Cardium* sp. En fait cette distinction repose essentiellement sur des considérations d'ordre écologique, la première parasitant une forme d'estuaire, la seconde des espèces plus franchement océaniques.

CHENG et BURTON (1967) estiment que le problème reste entier ; la distinction des espèces de Bucéphalidés à l'état de cercaires ne sera véritablement possible que lorsque leurs formes adultes respectives auront pu être déterminées avec certitude. Ces auteurs concluent qu' « il est pour l'instant à rejeter de les considérer comme distinctes ».

On sait de nos jours que le cycle des Bucéphalidés comporte deux hôtes intermédiaires. La forme adulte, sexuée, existe dans le tube digestif d'un poisson carnivore. L'infestation du premier hôte intermédiaire, un lamellibranche, se fait par une larve miracidium nageuse, munie de palettes ciliées (WOODHEAD, 1929). Elle se développe en un sporocyste qui est le siège d'une importante multiplication asexuée, sans formation de rédies et dont sont issues les cercaires typiques. Ces dernières une fois libérées pénètrent par voie active le deuxième hôte intermédiaire qui est un poisson ; elles s'enkystent au niveau du système nerveux. Le cycle est bouclé lorsque l'hôte définitif, un poisson carnivore, s'infeste en dévorant le précédent.

TENNENT (1904 à 1909) a tenté expérimentalement d'établir le cycle des Bucéphalidés parasites de l'huître. Ses expériences et conclusions ont été contestées par HOPKINS (1954-1957). Selon ce dernier il est possible que le poisson hôte intermédiaire appartienne à la famille des Mugilidés ; les formes adultes se développeraient dans l'intestin de Lépisostéidés qui dévorent les mullets infestés.

En ce qui concerne la cercaire rencontrée chez *C. edule* des côtes anglaises, DAWES (1947) a signalé que la forme adulte du trématode existait chez *Lophius piscatorius* L. et *Conger conger* L., la forme enkystée chez des Gadidés : *Gadus callarias* L., *G. aeglefinus* L., *G. merlangus* L., *G. pollachius* L., *Molva molva* L. et *Urophycis blennioides* (BRÜNNICH).

En définitive les problèmes de spécificité parasitaire et de systématique des bucéphales parasites des lamellibranches marins ne seront résolus que lorsque le ou les cycles biologiques de ces trématodes auront été établis expérimentalement avec certitude.

Le sporocyste et la cercaire rencontrés chez *Cardium edule* au banc d'Arguin.

A l'ouverture, les individus infestés par des sporocystes mûrs sont aisément reconnaissables. La masse viscérale au niveau de la glande génitale a un aspect plus ou moins distendu, blanc jaunâtre, « œdématisé ». A ce niveau une simple dilacération des tissus permet de distinguer à l'œil nu des filaments enchevêtrés, d'aspect cotonneux : les sporocystes. Sur frottis on reconnaît très facilement les principales caractéristiques du sporocyste et de la cercaire.

Le sporocyste (fig. 1)⁽¹⁾. C'est une sorte de sac très allongé, contourné et ramifié qui présente une succession d'étranglements ($\varnothing = 80$ microns environ) et de renflements (pouvant atteindre 500 microns de \varnothing). Son caractère branchu est particulier aux Bucéphalidés. Le sporocyste est intimement mélangé aux tissus de l'hôte, diverticules digestifs et canaux séminifères. Au cours de sa croissance il progresse en se ramifiant ; les branches les plus anciennes contiennent des cercaires bien développées au niveau des renflements observés. Il est impossible de savoir s'il existe un ou plusieurs sporocystes dans l'hôte parasité (JAMES et BOWERS, 1967a), l'extrême fragilité et l'enchevêtrement des différentes branches rendent l'examen difficile.

(1) Nous remercions M. REAL, attaché à l'Institut de Biologie marine d'Arcachon, d'avoir bien voulu réaliser ces photographies. Elles sont exécutées sur simple frottis de matériel à l'état frais.

La cercaire (fig. 2 et 3). Par désagrégation des parties renflées du sporocyste on peut observer (fig. 2) tous les stades du développement de la cercaire depuis de simples masses sphériques jusqu'à la forme typique munie de ses deux flagelles. Il y a allongement progressif du corps et individualisation du lobe médian et des appendices filiformes.



FIG. 1. — Fragment de sporocyste avec renflement bourré de cercaires en voie de développement.

La fixation douce à la flamme ou aux vapeurs de formol facilite l'observation de la cercaire qui est très mobile et très contractile. Elle est de grande taille (fig. 3). On peut y reconnaître deux parties bien distinctes : le corps proprement dit et la pièce caudale porteuse de deux appendices. En position fortement contractée le corps mesure en moyenne 175 microns de long, 65 microns de large ; en extension maximum il peut atteindre 350 microns de long et 35 microns de large. La pièce caudale est volumineuse (90 x 25 microns) ; quant aux flagelles ils peuvent à eux seuls dépasser trois fois la longueur du corps.

La cercaire présente un degré d'organisation élevé que l'on distingue sur la figure 3. Le corps est recouvert d'une cuticule qui présente des épines assez bien visibles à la base de la queue et sur les appendices caudaux ; elle recouvre une couche musculuse. Dans la partie antérieure, au niveau de la ventouse orale trilobée, on reconnaît l'organe cystogène. L'acétabulum ou ventouse ventrale est bien visible. A son niveau, c'est-à-dire à la partie moyenne du corps, s'ouvre la bouche. Cette localisation est une des caractéristiques essentielles des Bucéphalidés. Un intestin en forme de sac lui fait

suite. L'appareil excréteur est de type protonéphridien et comprend une vessie, bien nette sur la photographie, qui reçoit deux canaux excréteur latéraux ; on distingue un néphridiopore. Il n'y a pas d'appareil génital différencié ; JAMES et BOWERS (1967c) ont montré que le sporocyste était le siège de phénomènes de multiplication asexuée intenses et complexes.

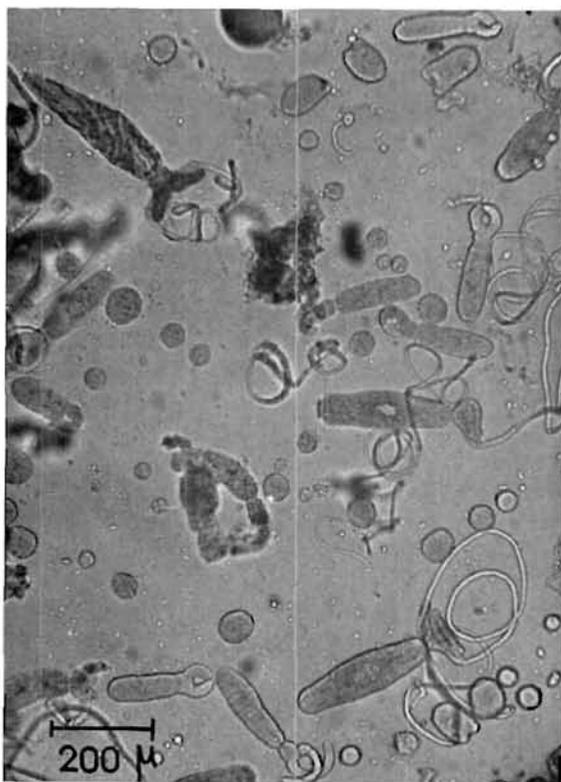


FIG. 2. — Frottis permettant d'observer différents stades successifs de développement de la cercaire.

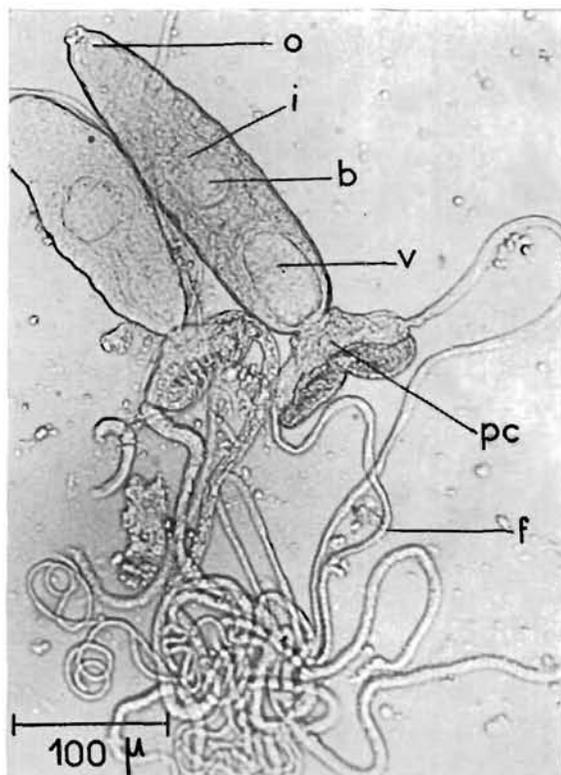


FIG. 3. — Deux cercaires en extension partielle, détails de l'organisation interne (vue ventrale); o : organe cystogène, i : intestin, b : bouche, pc : pièce caudale, f : flagelle, v : vessie.

En position de nage la cercaire présente ses flagelles dirigés vers le haut et rappelle ainsi une tête de taureau ce qui a valu le nom de bucéphale à cette larve de trématode.

Incidence du parasitisme.

On ne saurait omettre les importants travaux réalisés essentiellement aux Etats-Unis sur l'incidence du parasitisme chez l'huître. Citons entre autres TENNENT (1906), HOPKINS (1954-1957), MILLAR (1963), CHENG et BURTON (1965-1966).

Les taux d'infestation peuvent dans certains endroits dépasser un tiers de la population chez *Crassostrea virginica* (HOPKINS, 1954). CHENG et BURTON (1965) n'indiquent que 5,3 % chez cette même espèce. MILLAR (1963) constate 13,6 % d'atteintes chez *Ostrea lurida* importée de Nouvelle-Zélande.

Il était généralement admis que le site primaire d'infestation était la gonade. Les résultats d'une étude histochimique approfondie ont révélé que les espaces interstitiels de la glande digestive peuvent être d'abord envahis (CHENG et BURTON, 1965) ; la colonisation ultérieure de la glande sexuelle résulterait de la croissance du sporocyste avec émission de nombreuses ramifications. A un stade très avancé, branchies, palpes labiaux et manteau sont gagnés à leur tour.

La plupart des auteurs ont observé une castration parasitaire qui selon HOPKINS pourrait, dans les premiers temps, favoriser la croissance et un état d'engraissement prolongé accompagné de qualités particulières sur le plan gustatif.

MILLAR (1963) est le seul auteur à avoir constaté chez des huîtres maintenues en élevage au laboratoire une mortalité importante des sujets parasités.

A la faveur des travaux réalisés à ce jour sur l'incidence du *Bucephalus haimeanus* chez *Cardium edule* nous essayerons de définir les caractéristiques du parasitisme sur la population du banc d'Arguin.

En 1968, depuis la découverte du premier individu infesté au mois de mai nous avons constamment retrouvé la cercaire jusqu'au mois d'octobre. En 1969 nous l'avons rencontrée de nouveau à partir du mois de mars. Nos examens mensuels portaient chaque fois sur 100 individus.

Les taux d'infestation sont généralement faibles : 4 % au maximum ; ce chiffre est identique à celui donné par HUET (1888) pour les coques des côtes normandes. COLE (1956), indique 2 % sur une population provenant du nord du Pays de Galles. HANCOCK et URQUHART (1965) ont cependant signalé des taux de 40 % sur des sujets de 2 ans. Il faut à ce propos rappeler une originalité de la population du banc d'Arguin qui, lors de l'apparition du parasite, est en majorité constituée de coques âgées d'un an au maximum.

Nos examens pendant l'hiver se sont révélés négatifs. HUET et COLE rencontrent le parasite pendant toute l'année.

Nous avons toutefois observé au mois d'avril 1969 un taux d'infestation inhabituel atteignant 40,7 % sur une population de *C. edule* vivant dans une aire très limitée à proximité des stations jusqu'alors prospectées. Il s'agit d'une petite lagune située en haut de plage, dans la partie centrale du banc et qui communique avec l'anse par un chenal. Cette lagune représente un biotope particulier dont le caractère de stabilité contraste fortement avec la mobilité de la plage principale. L'infestation massive que nous avons rencontrée dans ce site nous a permis de disposer d'un grand nombre de sujets parasités. Nous avons pu constater la présence de produits génitaux abondants chez 90 % d'entre eux. Cette observation est en contradiction avec les constatations faites jusqu'alors. Seuls HANCOCK et URQUHART (1965) ont noté 7 % de sujets parasités présentant des traces de produits sexuels. La castration parasitaire n'est donc pas effective dans le cas présent.

Nous avons été amenés à formuler une hypothèse pour expliquer cette particularité ; elle est fondée sur deux observations :

les individus avaient déjà effectué une ponte puisque au mois d'avril nous avons recueilli en bordure de cette lagune de jeunes naissains d'une taille moyenne de 12,8 mm ;

la très grande importance numérique des cercaires aux premiers stades de formation traduisait un état d'infestation encore peu avancé.

La gamétogénèse par sa précocité inhabituelle a ici devancé l'invasion de la gonade par le sporocyste.

Récemment JAMES et BOWERS (1967b) se sont livrés, par des méthodes histochimiques, à des études sur le mode d'infestation et sur les incidences du parasitisme chez *C. edule*. L'invasion de la gonade se fait d'une façon très particulière. Le processus décrit est le suivant : il y a d'abord destruction du tissu connectif de la glande sexuelle puis dissociation des cellules germinales qui sont libérées dans l'hoemocoèle où elles dégénèrent.

Au mois d'avril sur les coques de la lagune ce stade de l'infestation était loin d'être atteint. Chez les sujets femelles par exemple nous trouvions à la fois des ovocytes bien développés, libres, et d'autres encore groupés en amas, en voie de maturation qui ne présentaient assurément aucun caractère de dégénérescence (fig. 4). Jusqu'alors la gamétogénèse semblait s'être déroulée normalement. Toutefois nous avons pu observer que les phases sexuelles suivantes étaient beaucoup plus perturbées et que la castration parasitaire intervenait dans de fortes proportions.

Le terme ultime de l'invasion est la colonisation de la glande digestive et de ses tubules. JAMES et BOWERS ont bien montré le processus de ce phénomène qui résulte de la conjugaison de deux effets principaux :

action mécanique par compression des tubules dont les plus distaux, coupés de tout apport nutritif, s'autolysent ;

action physiologique se traduisant par des modifications complexes de la composition chimique cellulaire.

On aboutit en dernier lieu à la destruction d'un tiers des tubules digestifs par histolyse ; un sixième supplémentaire de ces derniers subit en plus des altérations physiologiques nettes. Cet état précède la mort de l'individu.

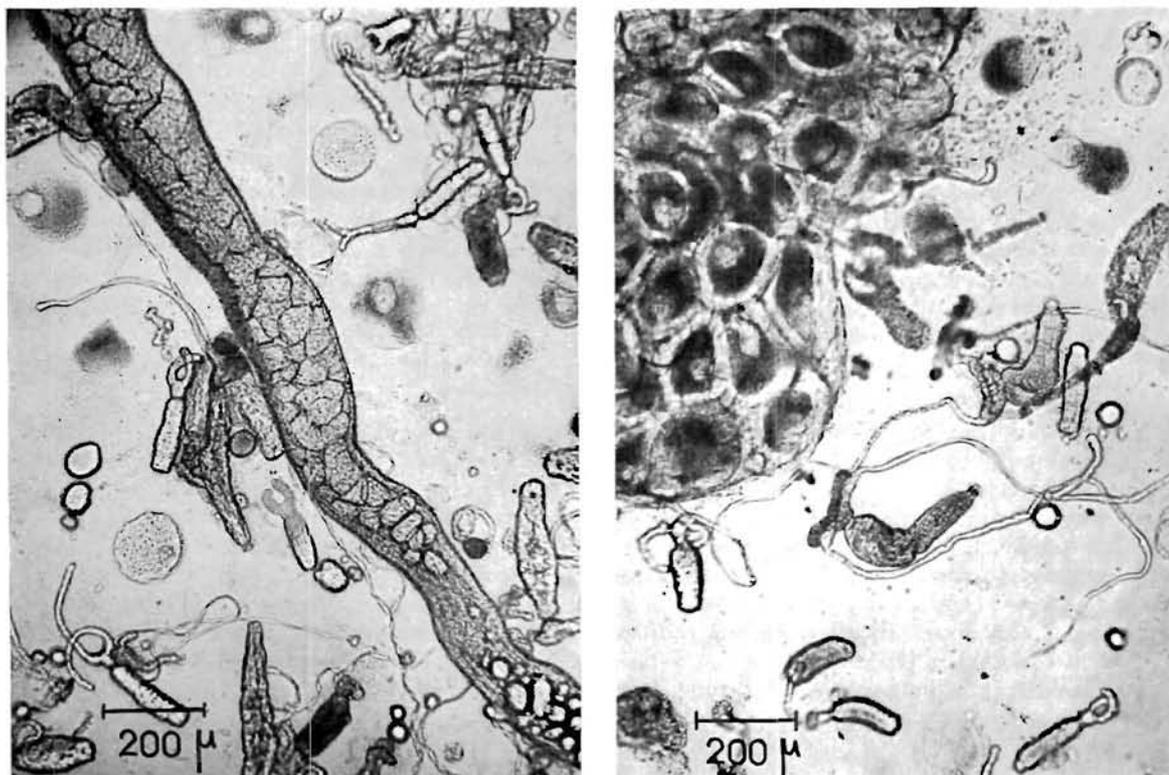


FIG. 4. — Présence simultanée du parasite et de produits sexuels au mois d'avril 1969. A gauche : branche de sporocyste et cercaires mélangées à des ovocytes mûrs. A droite : cercaires à proximité d'un îlot d'ovocytes en cours de maturation.

En fait les opinions des différents chercheurs quant à la mortalité consécutive au parasitisme sont très partagées. En ce qui concerne les coques du banc d'Arguin nous avons rencontré au cours de l'été 1968 un certain nombre de sujets qui, à l'ouverture, montraient des cercaires libres dans leur cavité palléale. Ces individus étaient en très mauvaise condition physiologique ; on les rencontrait à la surface du sable à marée basse et ils paraissaient incapables de s'enfouir. Ils étaient vraisemblablement sur le point de mourir. Les faibles taux d'infestation rencontrés en 1968 rendent difficile à ce jour l'appréciation de la mortalité due au seul parasitisme. Cette mortalité, si elle existe, est dans tous les cas négligeable par rapport à celle que l'on peut imputer aux conditions de milieu elles-mêmes : compétitions avec *Mytilus edulis* et surtout instabilité topographique de la plage.

Conclusions.

A la suite de la découverte de la cercaire de *Bucephalus haimeanus* chez *Cardium edule* au banc d'Arguin nous avons essayé de faire le point des connaissances actuelles sur ces larves de trématodes parasites de mollusques d'intérêt commercial. Si la morphologie de ce type de cercaire est bien connue, les problèmes de cycle et d'espèce ne sont pas résolus.

Au banc d'Arguin le parasitisme affecte une population jeune dans un milieu franchement océanique.

Le parasite apparaît au début du printemps et disparaît à l'entrée de l'hiver.

Les taux d'infestation sont faibles et constants de mars à octobre ; dans une aire restreinte ils peuvent atteindre 40 %.

L'effet de castration n'est pas systématique : la gamétogénèse et la reproduction peuvent se dérouler normalement dans la mesure où il existe un décalage entre les premières phases sexuelles et l'invasion par le sporocyste.

La part de mortalité imputable au bucéphale est négligeable.

L'étroite coexistence des trois espèces principales *Cardium edule*, *Mytilus edulis* et *Crassostrea angulata* au banc d'Arguin permet d'envisager le problème de la spécificité du parasite. A ce jour la cercaire n'a été rencontrée que chez la coque.

Enfin la population de la lagune centrale du banc offre un nouveau champ d'investigation qui mérite une attention particulière.

BIBLIOGRAPHIE

- ANDREU (B.), 1949. — Sobre la presencia de dos cercarias en el ovario de almeja (*Tapes aureus* GMELIN) en la bahia de Santander. — *Bol. Inst. esp. Oceanogr.*, **22**.
- CHENG (T.C.) et BURTON (R.W.), 1965. — Relationship between *Bucephalus* sp. and *Crassostrea virginica* : histopathology and sites of infection. — *Chesapeake Sci.*, **6** : 3-16.
- 1966. — Relationship between *Bucephalus* sp. and *Crassostrea virginica* : histochemical study of some carbohydrates complexes occurring in the host and parasit. — *Parasitology*, **56** : 111-122.
- COLE (H.A.), 1935. — On some larval trematodes parasites of the mussel (*Mytilus edulis*) and the cockle (*Cardium edule*). — *Parasitology*, **27** : 276-280.
- 1938. — On some larval trematodes parasites of the cockle (*Cardium edule*) and the mussel (*Mytilus edulis*). Part II. — *Parasitology*, **30** : 40-43.
- 1956. — Benthos and the shellfish of commerce. In *Sea Fisheries : their investigation in the United Kingdom*. Londres, M. GRAHAM Edit., Edward ARNOLD Publishers, 487 p. : 207-250.
- DAWES (B.), 1947. — The Trematoda of British Fishes. — Roy. Society, Londres.
- DELTREIL (J.-P.) et HIS (E.), 1968. — Sur la présence de *Cardium edule* (L.) au banc d'Arguin. — *Cons. int. Explor. Mer, Com. Moll. et Crust.* n° K3 (ronéo).
- HANCOCK (D.A.) et URQUHART (E.), 1965. — The determination of natural mortality and its causes in an exploited population of cockles (*Cardium edule*). — *Fish. Invest.*, sér. II, **24**, 40 p.
- HOPKINS (S.H.), 1954. — The American species of Trematode confused with *Bucephalus* (*Bucephalopsis*) *haimeanus*. — *Parasitology*, **44** : 353-370.
- 1957. — Our present knowledge of the oyster parasite « *Bucephalus* ». — *Proc. Nat. Shellfish. Assoc.*, **47** : 58-61.
- HUET (M.), 1888. — Note sur le *Bucephalus haimeanus*. — *Bull. Soc. linn. Normandie*, **2** : 145-149.
- HYMAN (L.H.), 1951. — The invertebrates : Platyhelminthes and Rhynchocoela. The acoelomate *Bilateria*. — New York, Mc Graw-Hill Book Company Inc., Vol. 2.
- JAMES (B.L.) et BOWERS (E.A.), 1967a. — The effects of parasitism by the daughter sporocyst of *Cercaria bucephalopsis haimeana* LACAZE-DUTHIERS, 1854, on the digestive tubules of the cockle, *Cardium edule* L. — *Parasitology*, **57** : 67-77.
- 1967b. — Histochemical observations on the occurrence of carbohydrates, lipids and enzymes in the daughter sporocyst of *Cercaria bucephalopsis haimeana* LACAZE-DUTHIERS, 1854 (*Digenea* : *Bucephalidae*). — *Ibid.*, **57** : 79-86.
- 1967c. — Reproduction in the daughter sporocyst of *Cercaria bucephalopsis haimeana* (LACAZE-DUTHIERS, 1854) (*Bucephalidae*) and *Cercaria dichotoma* LEBOUR, 1911 (*non* MÜLLER) (*Gymnophallidae*). — *Ibid.*, **57** : 607-625.
- JAMES (B.L.), BOWERS (E.A.) et RICHARD (J.G.), 1966. — The ultrastructure of the daughter sporocyst of *Cercaria bucephalopsis haimeana* LACAZE-DUTHIERS, 1854 (*Digenea* : *Bucephalidae*) from the edible cockle, *Cardium edule* L. — *Parasitology*, **56** : 753-762.
- JOHNSTONE (J.), 1921. — The oyster parasite *Bucephalus haimeanus*. — *Proc. Trans. Liverpool Biol. Soc.*, **36** : 50.
- JOYEUX (C.H.) et BAER (J.G.), 1961. — Classe des Trématodes. — *Traité de Zoologie*, P.P. GRASSÉ, **4**, 561-692.
- KINKELIN (P. DE), BESSE (P.) et TUFFERY (G.), 1968. — Une nouvelle affection nécosante des téguments et des nageoires : la Bucephalose larvaire à *Bucephalus polymorphus* (BAER, 1827). — *Bull. Off. int. Epiz.*, **69** (7-8) : 1 207-1 230.

- KINKELIN (P. DE), BESSE (P.), TUFFERY (G.) et JOLIVET, 1966. — L'épizootie du Bassin Seine-Yonne. — *La Pisciculture Française*, **8** : 18-24.
- 1967. — Rôle pathogène des cercaires de *Bucephalus polymorphus* (Trematode, Bucephalidae) (BAER, 1827) sur le peuplement piscicole du bassin de la Seine. — *C.R. Acad. Sci., Paris*, **264**, série D : 2321-2324.
- KINKELIN (P. DE), TUFFERY (G.), LEYNAUD (G.) et ARRIGNON (J.), 1968. — Etude épizootiologique de la Bucéphalose larvaire à *Bucephalus polymorphus* (BAER, 1827) dans le peuplement piscicole du Bassin de la Seine. — *Rech. vétér.*, **1** : 77-98.
- LACAZE-DUTHIERS (F.J.H.), 1854. — Mémoire sur le Bucéphale Haime (*Bucephalus haimeanus*). Helminthe parasite des huîtres et des bucardes. — *Ann. Sci. nat., sér. 4*, **1** : 249-302.
- MENZEL (R.W.) et HOPKINS (S.H.), 1955a. — The growth of oysters parasitized by the fungus *Dermocystidium marinum* and by the Trematode *Bucephalus cuculus*. — *J. Parasitol.*, **41** : 333-342.
- 1955b. — Effects of two parasites on the growth of oysters. — *Proc. Nat. Shellfish. Assoc.*, **45** : 184-186.
- MILLAR (R.H.), 1963. — Oysters killed by trematodes parasites. — *Nature*, Londres, **197** : 616.
- OZAKI (Y.), 1928. — Some gasterostomatous trematodes of Japan. — *Jap. J. Zool.*, **2**, n° 1 : 35.
- PALOMBI (A.), 1934. — Gli stadi larvali dei Trematodi del Golfo di Napoli. I-Contributo allo studio della morfologia, biologia e sistematica delle cercariae marine. — *Publ. Staz. zool. Napoli*, **14** : 51-95.
- PENEDA (M.C.), 1965. — Nouvelles observations sur l'infestation de *Mytilus edulis* et *Cardium edule* par les Trématodes à la ria de Aveiro. — *Cons. int. Explor. Mer, Com. Moll. Crust.* n° 76 (ronéo).
- SINDERMANN (C.J.) et ROSENFELD (A.), 1967. — Principal disease of commercially important marine bivalve Mollusca and Crustacea. — *Fish. Bull.*, **66**, n° 2 : 335-385.
- TENNENT (D.H.), 1904. — A study of the life history of *Bucephalus haimeanus*, a parasite of oyster. — Dissertation John's Hopkins Univ. Balt.
- 1905. — Feeding experiments for determining the life history of an oyster parasite. — *Biol. Bull.*, **8** : 233-235.
- 1906. — A study of the life history of *Bucephalus haimeanus* : a parasite of the oyster. — *Quart. J. Micr. Sci., N.S.*, **49** : 635-690.
- 1909. — An account of experiments for determining the complete life history of *Gasterostomum gracilescens*. — *Science, N.S.*, **29** : 432-433.
- WOODHEAD (A.E.), 1929. — Life history studies on the trematode family Bucephalidae. — *Trans. amer. Microscop. Soc.*, **48** : 256-275.
- 1930. — Life history studies on the trematode family Bucephalidae. — *Ibid.*, **49** : 1-17.