

64. Alessandro FILIPPONI. — Contributo alla conoscenza di *Gigaductus elongatus* (Gregarinida, Gigaductidae).

**Riassunto.** — Il rinvenimento delle gamontocisti e delle oocisti della Gregarina parassita di *Calathus fuscipes* var. *latus* permette all'A. di completare la descrizione del ciclo biologico di questo Sporozoo e di confermare definitivamente la sua appartenenza al genere *Gigaductus*.

L'A. analizza quindi il valore sistematico dei quattro *Gigaductidae* finora descritti: *G. parvus*, *G. macrospora*, *G. elongatus* e *G. exiguus*.

La morfologia dei vari stadi del ciclo biologico delle quattro Gregarine è così somigliante e così nettamente differenziata da quella di altri *Gregarinidae* che non è solo legittimo considerare il genere *Gigaductus* distinto dal genere *Gregarina*, ma è indispensabile riferire il genere ad altra famiglia (*Gigaductidae*).

Le differenze tra le quattro gregarine sono di natura biometrica. Le dimensioni delle gamontocisti, delle cocisti e dei massimi trofozoi di *G. parvus*, *G. macrospora*, *G. elongatus*, e *G. exiguus* vanno degradando dalla prima all'ultima popolazione di un intervallo dello stesso ordine di grandezza. Inoltre l'esame biometrico comparato dei trofozoi di *G. macrospora* e *G. elongatus* dimostra che le durate dei successivi stadi trofici sono diverse nelle due popolazioni; che i loro trofozoi hanno un accrescimento relativo diverso e che infine le differenze tra i rapporti in trofozoi di eguale lunghezza totale, appartenenti alle due popolazioni, sono staticamente significative. Le quattro popolazioni rappresentano quindi quattro distinte forme di egual grado sistematico. Il confronto con altre specie di gregarine riproduttivamente isolate fa presumere trattarsi di quattro « buone specie ».

Primiti e satelliti di *G. elongatus* sono morfologicamente diversi. Il dimorfismo è statisticamente dimostrabile e va interpretato come un dimorfismo sessuale.

E' molto probabile che gli sporozoi dei *Gigaductidae*, penetrati nelle cellule dell'epitelio intestinale dell'ospite, prima di iniziare il differenziamento morfologico, subiscano delle riproduzioni vegetative.

**Résumé.** — La découverte des gamontocystes et des oöcystes de la Grégarine parasite de *Galathus fuscipes* var. *latus*, donne à l'A. l'occasion de compléter la description du cycle biologique de ce Sporozoaire et de confirmer de manière définitive son appartenance au genre *Gigaductus*.

L'A. analyse ensuite la valeur systématique des 4 *Gigaductidae* décrits jusqu'ici: *G. parvus*, *G. macrospora*, *G. elongatus* et *G. exiguus*. La morphologie des différents stades du cycle biologique des quatre grégarines est si ressemblante et si nettement différenciée de celle d'autres *Gregarinidae*, que non seulement il est légitime de considérer le genre *Gigaductus* comme distinct du genre *Gregarina*, mais il est indispensable de rapporter le genre à une autre famille (*Gigaductidae*).

Les différences entre les 4 grégarines sont de nature biométrique. Les dimensions des gamontocystes, des oöcystes et des plus grands trophozoïtes observés de *G. parvus*, *G. macrospora*, *G. elongatus* et *G. exiguus* vont diminuant depuis la première à la dernière population d'un intervalle du même ordre de grandeur. En outre, l'examen biométrique comparé des trophozoïtes de *G. macrospora* et *G. elongatus* démontre que les durées des stades trophiques successifs sont différentes dans les deux populations; que leurs trophozoïtes ont un accroissement allométrique différent, et enfin que les différences entre les rapports en des trophozoïtes d'égale longueur totale, appartenant aux deux populations, sont statistiquement significatives. Les 4 populations représentent par conséquent 4 « formes » distinctes d'un égal degré systématique. La comparaison avec d'autres espèces de grégarines reproductivement isolées fait présumer qu'il s'agisse de 4 « bonnes espèces ».

Primites et satellites de *G. elongatus* sont morphologiquement différents. Le dimorphisme est statistiquement démontrable et doit être interprété comme un dimorphisme sexuel.

Il est fort probable que les sporozoïtes des *Gigaductidae*, pénétrés dans les cellules de l'épithélium intestinal de l'hôte, avant de commencer la différenciation morphologique, subissent des reproductions végétatives.

**Summary.** — The finding of gamontocysts and oöcysts of the gregarine parasite of *Calathus fuscipes* var. *latus* permitted the A. to complete the description of the biological cycle of this sporozoan and to confirm definitely that it belongs to the genus *Gigaductus*.

The A. next analyses the systematic value of the 4 *Gigaductidae* so far described: *G. parvus*, *G. macrospora*, *G. elongatus*, and *G. exiguus*. The morphology of the various stages of the biological cycle of the 4 gregarines, is so alike and so clearly differentiated from that of the other *Gregarinidae* that we are not only warranted to consider the genus *Gigaductus* distinct from the genus *Gregarina*, but to assign it also to a distinct family, *Gigaductidae*.

The differences among the 4 gregarines are of biometric nature. The dimensions of gamontocysts, oöcysts and greatest trophozoites of *G. parvus*, *G. macrospora*, *G. elongatus* and *G. exiguus* decrease from the first to the last population at an interval of the same range. Furthermore, a comparative biometric study of trophozoites of *G. macrospora* and *G. elongatus* show that the duration of the successive trophic stages is different in the two populations; that their trophozoites display different relative rates of growing and that the differences in the proportions of trophozoites of the same length but belonging to two different populations are statistically significant. The 4 populations thus belong to 4 distinct forms of equal systematic degree. Comparison with other species of gregarines « riproductively isolated » allows to presume that we are in the presence of 4 « good species ».

The primites and satellites of *G. elongatus* are morphologically different. This dimorphism can be shown statistically and should be interpreted as a sexual dimorphism.

It is very probable that the sporozoites of *Gigaductidae* entering the intestinal epithelium cells of the host undergo vegetative reproductions before initiating their morphological differentiation.

**Zusammenfassung.** — Die Entdeckung von Gamontenecysten und Oocysten der von *Calathus fuscipes* var. *latus* Darmparasiten Gregarinen setzt Verf. in die Lage die Beschreibung des biologischen Zyklus dieser Parasiten zu vervollständigen und ihre Zugehörigkeit zur Gattung *Gigaductus* endgültig zu bestätigen.

Verf. prüft sodann den systematischen Wert der vier bisher beschriebenen *Gigaductus* — arten: *Gigaductus parvus*, *G. macrospora*, *G. elongatus*, und *G. exiguus*.

---

Nel 1943 MORIGGI <sup>(1)</sup> esaminando esemplari di *Calathus fuscipes* var. *latus* Ser. raccolti nei pressi di Monte Sacro (Roma), rinvenne « con estrema rarità » nell'intestino di questi Carabidi una gregarina riferita dall'A. al genere *Endocryptella* Moriggi 1943 con il nome di *E. elongata*. L'A. descrisse i successivi stadi dello sviluppo trofico di questa gregarina; misurò soltanto quattro trofozoiti enterozoici solitari e quattro biassociazioni; infine non poté osservare nè gamontocisti nè oocisti.

In un lavoro precedente pubblicato nel 1948 <sup>(2)</sup> ebbi già occasione di prendere in esame la specie descritta dalla MORIGGI. Rivendicata la vali-

dità del genere *Gigaductus* creato da CRAWLEY (3) per *Gigaductus parvus* e successivamente soppresso da WATSON (4), dimostrai l'identità tra il genere *Gigaductus* Crawley ed il genere *Endocryptella* Moriggi che per la legge di priorità passava quindi in sinonimia con il precedente. *Endocryptella elongata* doveva di conseguenza denominarsi *Gigaductus elongatus*.

L'attribuzione del parassita di *Calathus fuscipes* al genere *Gigaductus* fu basata unicamente sulla corrispondenza perfetta tra le modalità dello sviluppo trofico di questa gregarina con quelle di *Gigaductus macrospora* Filippini 1948 (5) e di *G. exiguus* Welmer 1911 (6). Ritenni tuttavia che gli stadi entocitozooici dei Gigaductidi e la loro localizzazione endocriptale fossero così caratteristici da legittimare in pieno tale attribuzione. Peraltro, ad eccezione della diversità di ospite, nessun elemento differenziale risultava dai dati raccolti dalla MORIGGI che permettesse di garantire che il parassita di *Calathus fuscipes* non si identificasse per caso con *G. macrospora* e con altro Gigaductide. Mancando elementi di fatto per una discussione proficua il problema fu solo prospettato.

Occorreva evidentemente rintracciare il parassita descritto dalla MORIGGI, completarne lo studio del ciclo biologico, raccogliere un materiale possibilmente abbondante che permettesse su dati di fatto un confronto con le altre specie.

Prima ancora della pubblicazione del lavoro sopra citato mi ero accinto invero ad una tale ricerca, ma senza fortuna. Nell'estate del 1946 e per tutto il corso dell'anno 1947 catturai nelle adiacenze di Monte Mario e in altre località della periferia di Roma circa 200 esemplari di *Calathus fuscipes* var. *latus*; ma nessuno di essi era parassitato. Non desistetti tuttavia. Nel marzo del 1948 in località Caffarella (Roma) rinvenni finalmente sotto il terriccio di un ridotto per vacche 20 esemplari del Carabide di cui otto risultarono infetti: 3 tra gli esemplari dissezionati ed inclusi, 5 tra quelli mantenuti in cristallizzatore per la raccolta delle gamontocisti e che successivamente furono sacrificati per il prelevamento e la misura dei trofozoi. Il materiale allora raccolto è l'unico di cui disponga. Fallito il tentativo di reinfettare sperimentalmente, fino a tutt'oggi non mi è più stato possibile rinvenire altri *Calathus* infetti. Su 360 esemplari dell'ospite complessivamente catturati solo 8 contenevano il parassita.

Sarebbe stato senz'altro desiderabile poter disporre di un materiale più completo, tuttavia i dati che verranno presi in esame in questo lavoro rappresentano un contributo non trascurabile per la conoscenza del parassita.

Completato lo studio del ciclo biologico mediante la descrizione delle gamontocisti e delle oocisti del parassita, verrà fatta un'analisi del comportamento biometrico degli stadi trofici; infine sarà riproposto sulla base dei

nuovi dati raccolti il problema dei rapporti di *G. elongatus* con gli altri Gigaductidi.

#### DESCRIZIONE DELLE GAMONTOCISTI E DELLE OOCISTI.

##### *Gamontocisti.*

L'aspetto morfologico delle gamontocisti subito dopo la loro formazione, come pure durante la gametogenesi, è del tutto simile a quello da me descritto per *Gigaductus macrospora* (7). Le gamontocisti vengono emesse a gruppetti nello stesso schizzo fecale, sono pressochè sferiche, di color cenereo e sono avvolte da uno spesso alone gelatinoso (esomembrana). La maggior parte delle gamontocisti esaminate subito dopo la eliminazione dall'ospite mostrano per trasparenza i due gamonti ancora indivisi. Qualche esemplare è già in fase di gametogenesi molto avanzata. In nessun caso è stata osservata al momento dell'emissione, la già avvenuta formazione degli zigoti.

Sono state raccolte e misurate subito dopo la loro emissione 57 gamontocisti. I valori dei diametri, calcolati all'interno dell'alone gelatinoso, oscillano tra 58  $\mu$  e 83  $\mu$ . Costanti statistiche della distribuzione delle frequenze:  $M = \mu 70,719295 \pm 0,576243$ ;  $\sigma = 6,450 \pm 0,407463$ ;  $C = 9,12056 \pm 0,576170$ .

Poichè al tempo del rinvenimento dei *Cañathus* infetti non avevo ancora messo a punto la metodologia applicata poi con successo nello studio degli Stilocefalidi (8) tentai di ottenere la sporificazione ponendo le singole gamontocisti in una cellula a goccia pendente con acqua distillata sterile e lutando quindi con vasellina. La maggior parte delle gamontocisti si alterarono ad uno stadio più o meno avanzato di maturazione, ad eccezione di cinque che raggiunsero, dopo tre giorni circa, la completa formazione delle oocisti.

##### *Emissione delle oocisti.*

L'emissione delle oocisti avviene secondo le stesse modalità già descritte per *G. macrospora*. Un unico grande sporidutto, il quale comincia a profilarsi introflesso subito dopo la formazione degli zigoti, quando le oocisti maturano, si evagina a dito di guanto permettendo la fuoriuscita delle oocisti.

Lo sporidutto evaginato si presenta come un tubo massiccio a tronco di cono con un netto rigonfiamento, a guisa di bulbo, alla base. Le sue dimensioni nelle 5 gamontocisti osservate, sono piuttosto costanti, come appare dal seguente prospetto (i valori sono espressi in micron):

Diametro gamontocistico	Lunghezza sporidutto	Diametro alla base	Diametro all'apice
72	102	24	14
72	114	26	12
61	114	24	12
61	94	24	12
57	114	29	12

Le oocisti vengono emesse a catena. Il legame che le unisce non è però così stabile come, ad esempio, avviene negli Stilocefalidi. Avendo assistito per due volte all'emissione, ho potuto osservare come il filamento oocistico per la sola resistenza del mezzo si incurva spezzandosi ripetutamente in più punti, finchè la maggior parte delle oocisti restano unite a gruppi di due o tre o si isolano del tutto.

#### *Oocisti.*

Le oocisti hanno una forma del tutto identica a quella delle oocisti di *G. macrospora*, sebbene appaiano nettamente più tozze. Esse si presentano quasi regolarmente cilindriche con i bordi alquanto tondeggianti verso le due basi e con un esile cercine che si solleva alla periferia delle due basi, in corrispondenza del quale le oocisti si attaccano.

Per ognuna delle gamontocisti sporificate fu misurata una sola oocisti. Per quanto fosse possibile rilevare ad occhio, le oocisti provenienti dalla stessa gamontocisti apparivano all'incirca delle stesse dimensioni. La scelta fu posta sulla oocisti che presentava una orientazione perfetta sul piano normale all'asse ottico. Sono riportati qui appresso i valori micrometrici delle dimensioni oocistiche raffrontati a quelli dei diametri medi delle gamontocisti da cui provenivano:

Diametro gamontocistico	Dimensioni oocistiche	
	Lunghezza	Larghezza
72	13,8	6,6
72	13,9	6,9
61	13,9	6,8
61	14,8	6,8
57	14,4	6,5

La raccolta dei dati ora riferiti non fu eseguita purtroppo secondo criteri statistici. Perchè non appaia incoerente, si tenga presente che la raccolta di questo materiale, che solo ora viene pubblicato, precedette di circa due anni le mie ricerche sulla variabilità delle oocisti negli Stilocefalidi (9). Inoltre in questo caso, data la scarsità e la delicatezza delle oocisti, mi parve prudente non tentare neppure l'isoorientamento delle oocisti per non correre il rischio di perderle addirittura durante le manipolazioni. Le oocisti infatti furono misurate, subito dopo la sporificazione, osservando con obiettivo ad immersione, sullo stesso dispositivo che aveva servito da camera umida:

Sebbene ritenga indispensabile una più ampia indagine statistica sulla variabilità delle dimensioni oocistiche nei *Gigaductidi* per provare fino a che punto il comportamento biometrico delle oocisti osservato negli Stilocefalidi possa essere generalizzato anche per i *Gigaductidi*, mi pare tuttavia che dai dati per ora rilevati due constatazioni sia lecito trarre e cioè la scarsa variabilità delle dimensioni oocistiche e la completa indipendenza tra volumi gamontocistici e dimensioni delle rispettive oocisti. E' utile inoltre ricordare che i dati riferiti sono comunque paragonabili a quelli noti per le altre specie di *Gigaductus*, in quanto per nessuna di esse è stata fatta un'analisi statistica sulla variabilità delle oocisti.

#### ESAME BIOMETRICO DEGLI STADI TROFICI.

Lo sviluppo trofico in *Gigaductus elongatus* si effettua attraverso tre successive fasi: *trofozoi entocitozoici*, (\*), *trofozoi enterozoici solitari*, *trofozoi enterozoici biassociati*. Questi ultimi raggiunta infine la matu-

---

(\*) La natura endocellulare del primo stadio di sviluppo trofico del parassita risulta irrefutabilmente documentato dalle ricerche della MORRIGGI (10). I miei reperti ne danno piena conferma. Del resto un primo stadio entocitozoico è un carattere comune a tutti i *Gigaductidi*, come ritengo di avere ampiamente dimostrato in un mio lavoro precedente (11). Secondo quanto risulta dai due lavori ora citati, sia la MORRIGGI che io abbiamo supposto, conformemente a quanto si verifica nella totalità delle *Eugregarine*, che ogni trofozoite entocitozoico derivi direttamente da uno sporozoite penetrato nell'interno di una cellula dell'epitelio intestinale dell'ospite. Sebbene fosse questa la supposizione più ovvia, nessuno dei due avremmo potuto provarla non essendo riusciti a provocare l'infezione sperimentale.

Orbene, partendo da considerazioni di natura diversa, vale a dire da un lato le divergenze tra le caratteristiche di un'infezione da Stilocefalidi (12) e quelle di una infezione da *Gigaductidi* e dall'altro alcune evidenze citologiche apparse dall'esame delle sezioni di intestini infetti sia di *Laemostenus algerinus* (per *Gigaductus macrospora*) che di *Calathus fuscipes* (per *G. elongatus*) mi sono al contrario convinto che lo sporozoite dei *Gigaductidi*, una volta penetrato in una cellula epiteliale subisce delle moltiplicazioni vegetative. La sproporzione tra la grande importanza che assumerebbe un tale reperto e la scarsità delle documentazioni in mio possesso mi consigliano per ora di limitarmi a segnalare il problema in attesa che ricerche più fortunate mi permettano di rintracciare ancora il parassita di *Calathus fuscipes* od altro *Gigaductide*, onde procurarmi, mediante infezione sperimentale, un materiale sufficiente per un'indagine esauriente.

rità (fase di *gamonte*) si incistano. A prescindere dalla diversa terminologia da me adottata (<sup>13</sup>) la morfologia dei trofozoiti appartenenti ai vari stadi è già stata descritta dalla MORIGGI (<sup>14</sup>) al cui lavoro rimando per maggiori particolari. Del tutto inadeguati sono al contrario i dati biometrici riferiti dallo stesso A., per cui un'indagine biometrica più accurata si rende indispensabile. Al fine di rendere più spedita la discussione del capitolo successivo, lo studio sarà condotto comparativamente su *G. elongatus* e su *G. macrospora* che è l'unico degli altri Gigaductidi di cui si disponga di un certo materiale biometrico.

#### *Materiale e tecnica.*

Per *G. elongatus* sono stati misurati 34 trofozoiti enterozoici solitari e 92 biassociati. Essi rappresentano la quasi totalità del materiale presente nell'intestino dei 5 *Calathus* da cui avevo raccolto le gamontocisti, essendo stati esclusi i soli parassiti accidentalmente perduti o comunque danneggiati durante le manipolazioni.

Per *G. macrospora* sono stati misurati 150 trofozoiti enterozoici solitari e 106 biassociati. Si tratta di un materiale assai meno omogeneo del precedente, raccolto da un numero molto maggiore di ospiti (*Laemostenus algerinus* Gory) provenienti da differenti località della periferia di Roma. I dati relativi ai trofozoiti biassociati furono già pubblicati in un lavoro precedente (<sup>15</sup>).

La tecnica seguita nelle misurazioni fu identica nei due casi: dissezione degli intestini degli ospiti in soluzione fisiologica (NaCl 0,75 %); fissaggio dei parassiti in formolo picrico; misurazione eseguita il giorno successivo al microscopio con oculare micrometrico; approssimazione nelle misure dell'ordine di due micron.

Di ciascun individuo furono prese le seguenti misure: lunghezza totale (LT); lunghezza del protomerite dal setto all'estremità anteriore (LP); larghezza massima del protomerite (WP); lunghezza del deutomerite dal setto all'estremità posteriore (LD); massima larghezza del deutomerite (WD). Furono inoltre calcolati i seguenti rapporti: indice protomeritico (LP:WP); indice deutomeritico (LD:WD); rapporto tra lunghezza del deutomerite e quella del protomerite (LD:LP); rapporto tra le loro larghezze massime (WD:WP).

Per i trofozoiti entocitozoici le misure disponibili sono quelle ricavate da fette in serie di intestini fissati in DUBOSQ-BRASIL e colorate in MALLORY, HEIDENHAIN, DELAFIELD. Le fette avevano lo spessore di 7  $\mu$ . Evidentemente in queste fette i trofozoiti entocitozoici erano stati sezionati secondo piani casuali che solo raramente coincidevano con il piano sagittale del parassita. Le misure, dato anche il diverso trattamento subito dal



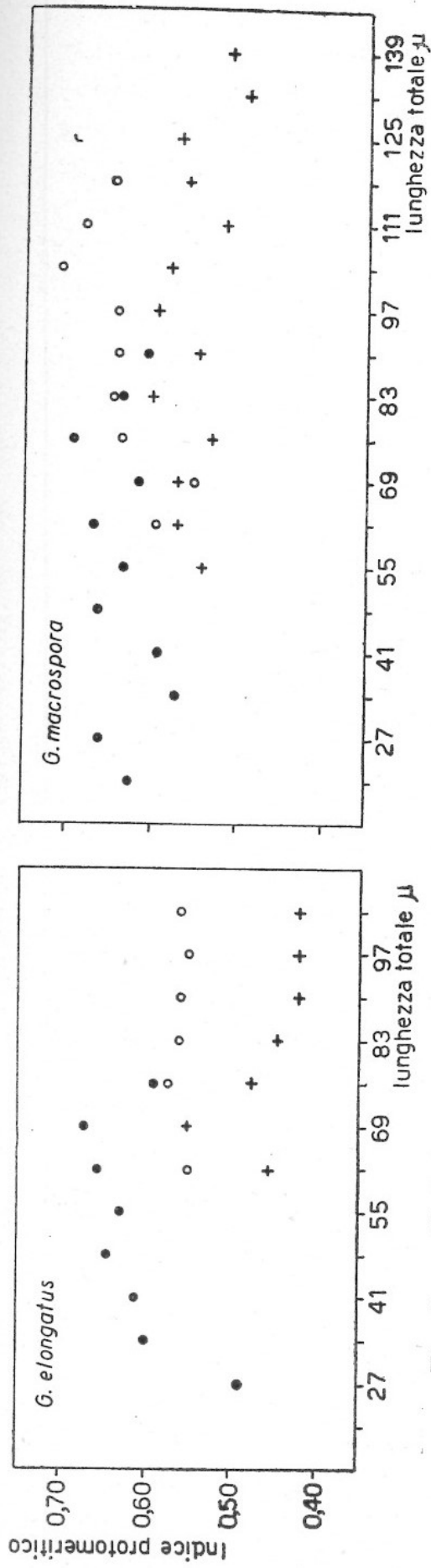


Fig. 1. Variazioni nei valori medi dell'indice protomeritico in funzione delle lunghezze totali.

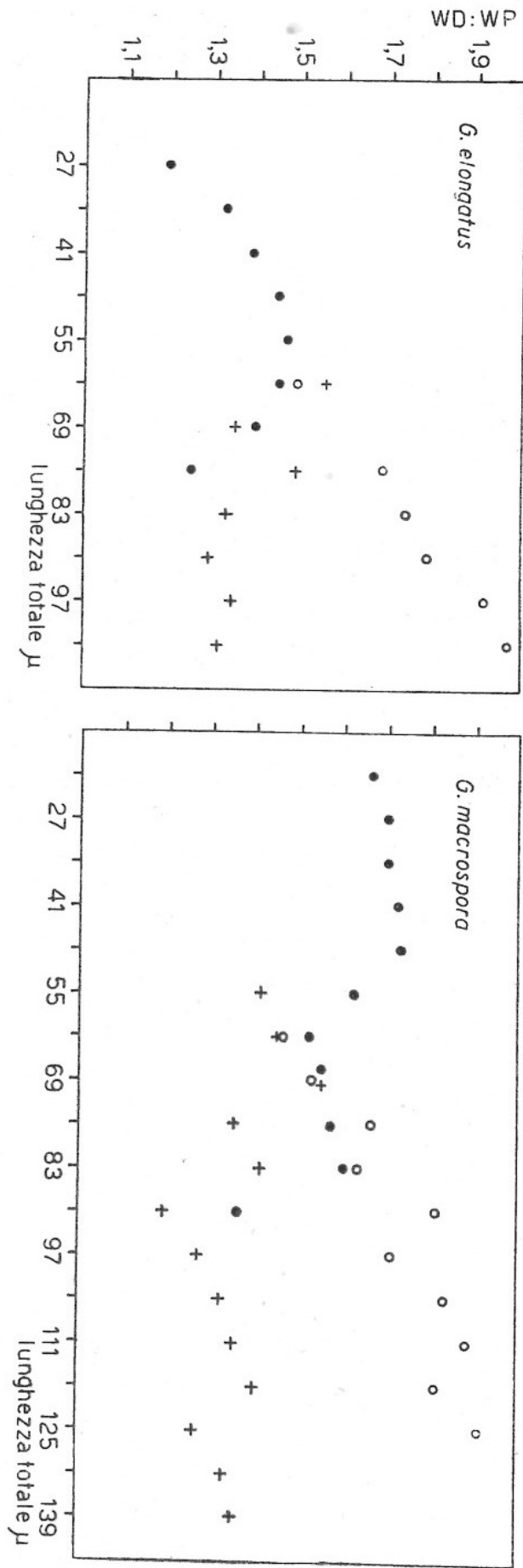


Fig. 2. Variazioni nei valori medi del rapporto WD/WP in funzione delle lunghezze totali.

enterozoici solitari (S); enterozoici biassociati (B) con valori distinti per i primitivi (p) ed i satelliti (s).

Per i motivi sopra esposti nessuna deduzione può trarsi circa la distribuzione di frequenza dei trofozoiiti entocitozoici. Si può peraltro ritenere che i valori massimi di lunghezza totale raggiunti in questo stadio si equivalgano all'incirca nelle due popolazioni. Anche gli estremi della distribuzione dei trofozoiiti enterozoici solitari si corrispondono, sebbene il confronto da un punto di vista statistico regga solo in parte, dato il diverso numero di individui repertati nei due casi. Come appare evidente dalla distribuzione delle frequenze di *G. macrospora* i massimi valori di frequenza si hanno per la classe di  $55\mu$  in coincidenza con l'inizio dello stadio biassociato. I valori decrescono rapidamente nelle classi successive. Alla lunghezza di  $90\mu$  i trofozoiiti sono già tutti praticamente biassociati. Differenze nette tra le due popolazioni di parassiti risultano invece dal confronto tra gli stadi biassociati. In *G. elongatus* lo stadio biassociato inizia quando il trofozoite ha raggiunto una lunghezza totale di  $62\mu$ . Le massime frequenze di biassociati si hanno per la classe di  $90\mu$ . I valori decrescono nelle due classi successive. Superata la lunghezza di  $104\mu$  i trofozoiiti si incistano. Al contrario in *G. macrospora* alla classe di  $111\mu$  si hanno ancora elevati valori di frequenza ed i trofozoiiti possono accrescersi ulteriormente fino a raggiungere lunghezze di  $139\mu$ . Le differenze sono reali. Nessun dubbio che i massimi esemplari di *G. elongatus* rappresentino effettivamente dei gamonti, in quanto provengono da ospiti che stavano emettendo gamontocisti. Il numero di individui osservati per le due popolazioni è dello stesso ordine di grandezza e la lieve differenza in meno per *G. elongatus* non può giustificare da un punto di vista statistico la diversità di comportamento. Infine le differenze nei valori medi dei diametri gamontocistici delle due popolazioni costituiscono la più valida conferma delle effettive differenze nelle dimensioni massime raggiunte dai gamonti prima di incistarsi.

Cerchiamo di interpretare il significato di queste differenze. Si tenga presente che i più piccoli trofozoiiti entocitozoici, di forma sferoidale, osservati nelle cellule dei nidi criptali dell'intestino degli ospiti hanno diametri rispettivamente di  $3\mu$  per *G. elongatus* e di  $5\mu$  per *G. macrospora*. Orbene supponiamo che un trofozoite entocitozoico di *G. elongatus* del diametro di  $3\mu$  si accresca effettuando il passaggio da uno stadio al successivo dopo aver raggiunto le lunghezze totali massime osservate per ogni stadio, ed esprimiamo l'accrescimento realizzato in ciascuno dei tre stadi in centesimi della lunghezza totale raggiunta prima di incistarsi. Un tale trofozoite aumenta la sua lunghezza di  $50/100$  durante il primo stadio, di  $25/100$  durante il secondo e di  $20,2/100$  durante il terzo. Un trofozoite di

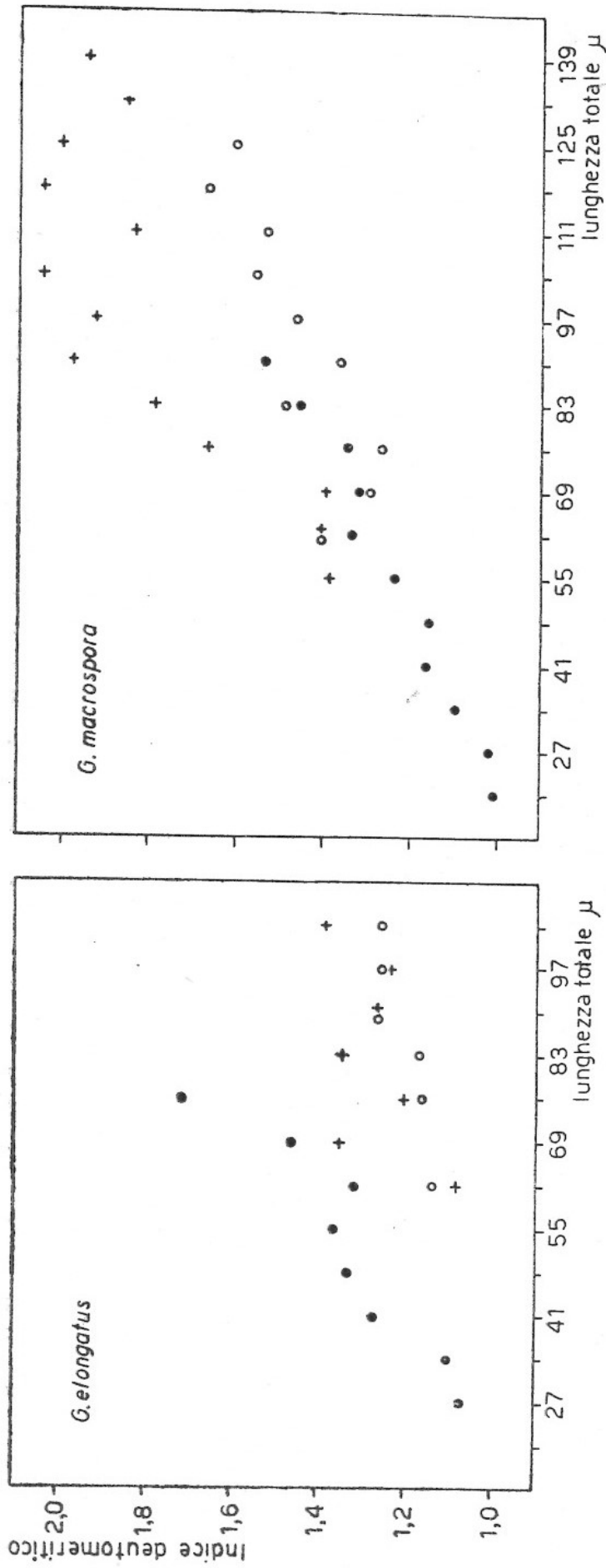


Fig. 3. — Variazioni nei valori medi dell'indice deutomeritico in funzione delle lunghezze totali.

*G. macrospora*, in condizioni analoghe, aumenta la sua lunghezza di 36/100 durante il primo stadio, di 25,2/100 durante il secondo e di 35,3/100 durante il terzo. A titolo di confronto, un trofozoite di *Gregarina larvarum* Filipponi 1951, assegnando alla lunghezza dello sporozoite non osservato il valore arbitrario ma abbastanza attendibile di  $8\mu$ , aumenta la sua lunghezza di 3/100 durante il primo stadio epicitico, di 85,7/100 durante il secondo stadio enterozoico solitario e di 9/100 durante lo stadio biassociato.

Non possedendo rilievi diretti sulla velocità di accrescimento nei vari stadi non siamo autorizzati a trasformare le percentuali dell'accrescimento effettuato in frazioni di durata dell'intero ciclo vitale; comunque è evidente che la differenza nell'accrescimento realizzato da popolazioni diverse in stadi corrispondenti sono in rapporto a durate diverse dei rispettivi stadi. In questo senso le distribuzioni di frequenza delle lunghezze totali dei trofozoi ci permettono una valutazione della durata relativa dei successivi stadi trofici (16). I dati ora calcolati ci mettono appunto in rilievo come la differenza sostanziale tra *G. macrospora* e *G. elongatus* consista soprattutto in una diversa durata dello stadio biassociato ed in parte anche dello stadio entocitico; mentre lo stadio enterozoico solitario ha una durata pressochè equivalente nelle due popolazioni. Il comportamento di *Gregarina larvarum* nei confronti dei due Gigaductidi è così nettamente discordante da non permettere alcun accostamento.

#### *Variazioni di forma durante l'accrescimento.*

Da quanto risulta dal paragrafo precedente le due popolazioni di parassiti sono in prevalenza costituite da individui in accrescimento. Poichè con l'accrescersi del trofozoite l'aumento delle sue varie dimensioni non si mantiene, in genere, proporzionale, i rapporti tra queste dimensioni e quindi la forma stessa del protomerite e del deutomerite varieranno con l'aumentare della lunghezza totale. In queste condizioni un raffronto tra le due popolazioni ha significato solo se fatto tra individui di eguale lunghezza totale.

Analizziamo anzitutto l'andamento complessivo delle variazioni, durante l'accrescimento, dei quattro rapporti calcolati per le due popolazioni. Nei grafici delle figg. 1, 2, 3, 4 sono riportati in ascisse i valori delle lunghezze totali (valori centrali di classe), in ordinate, per gli individui di ogni classe, i valori medi dei quattro rapporti sopra indicati. Il numero degli individui per ogni classe risulta già dalla Tabella I. I cerchi pieni si riferiscono ai trofozoi enterozoici solitari; i cerchi vuoti ai primiti; la croce ai satelliti. Per agevolare la comparazione i grafici corrispondenti per le due popolazioni sono riprodotti uno di fianco all'altro.

In *G. elongatus* i valori più elevati dell'indice protomeritico (fig. 1);

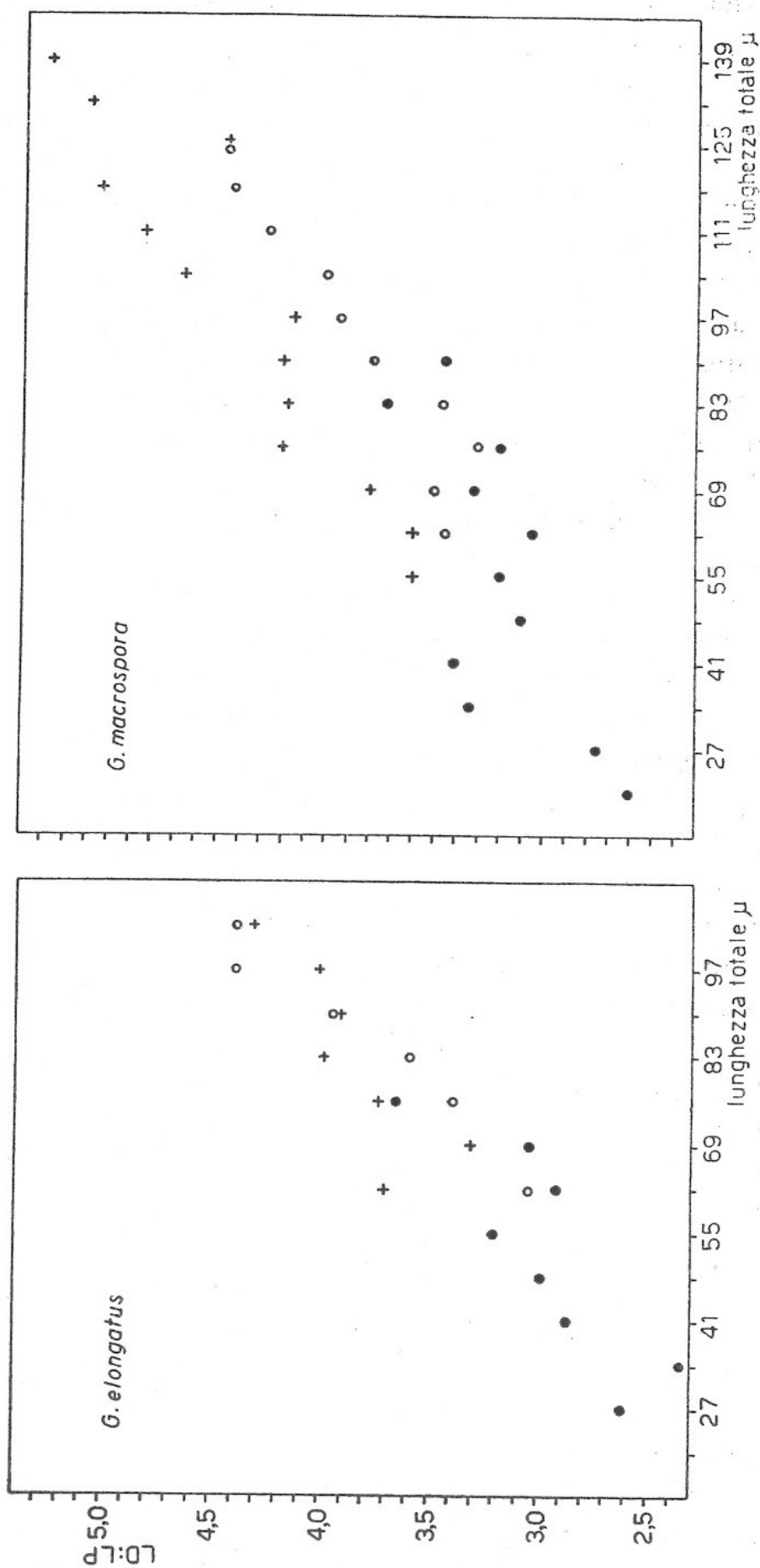


Fig. 4 - Variazioni nei valori medi del rapporto LD/LP in funzione delle lunghezze totali

si riscontrano nei trofozoiti solitari: nelle classi più rappresentate essi oscillano tra 0,600 e 0,670. Durante lo stadio biassociato l'indice tende ad abbassarsi in misura diversa nei primiti e nei satelliti stabilizzandosi nei primi intorno al valore di 0,550, raggiungendo nei secondi il valore di 0,420. In *G. macrospora* i valori dell'indice nei trofozoiti solitari oscillano tra 0,570 e 0,690, nei primiti tra 0,550 e 0,700, nei satelliti tra 0,600 e 0,490. Le differenze tra le due popolazioni iniziano con lo stadio biassociato e vanno sempre più accentuandosi con l'accrescimento. La forma del protomerite in *G. elongatus* è assai più schiacciata in senso sagittale di quanto non lo sia in *G. macrospora*. Per entrambi le popolazioni il protomerite del satellite è costantemente più depresso di quello del primito.

Differenze ancor più nette tra le due popolazioni risultano dall'esame delle variazioni dell'indice deutomeritico (fig. 3). Durante l'accrescimento l'aumento in lunghezza del deutomerite supera il suo aumento in larghezza per cui il deutomerite assume una forma gradatamente più slanciata; l'intensità del fenomeno è però diversa nelle due popolazioni si che il deutomerite di *G. elongatus* appare sempre più tozzo di quello di *G. macrospora* a misura che i trofozoiti si accrescano. Nella classe di 104  $\mu$  i valori relativi a *G. elongatus* sono rispettivamente per i primiti ed i satelliti 1,25 e 1,30; quelli relativi a *G. macrospora* sono 1,36 e 1,53.

I valori dei rapporti fra la lunghezza del deutomerite e quella del protomerite (fig. 4) vanno regolarmente aumentando dalle classi di minor lunghezza a quelle di maggior lunghezza totale. Ciò significa che l'allungamento totale del trofozoite è dovuto in prevalenza alla maggior velocità di accrescimento in lunghezza del deutomerite. Il comportamento delle variazioni del rapporto nelle due popolazioni è all'incirca identico. I valori massimi raggiunti dai trofozoiti di *G. macrospora* sono evidentemente superiori a quelli di *G. elongatus*, protraendosi nei primi l'accrescimento per altre cinque classi di lunghezza totale. In *G. macrospora* i valori relativi ai satelliti sono, in quasi tutte le classi, superiori a quelli dei primiti; le differenze tra primiti e satelliti non sono invece evidenti in *G. elongatus*.

Le divergenze più sensibili tra primiti e satelliti appaiono invece nelle variazioni del rapporto tra la larghezza del protomerite e quella del deutomerite (fig. 2). Nei primiti l'accrescimento in larghezza nel deutomerite avviene con un'intensità maggiore che nel protomerite per cui i valori del rapporto vanno decisamente aumentando; nei satelliti avviene esattamente l'inverso ed il rapporto assume valori progressivamente più bassi. Il fenomeno non è in rapporto al fatto che il protomerite del primito è libero, mentre quello del satellite rimane schiacciato contro il deutomerite del primito, ma è legato ad un accrescimento differenziale del setto protodeutomeritico, che nel satellite raggiunge dimensioni maggiori che nel

primiti, come appare chiaramente nella biassociazione della fig. 5. Le differenze tra le due popolazioni per questo rapporto risultano a carico dei trofozoiti enterozoici solitari.

I valori medi dei quattro rapporti per i trofozoiti di eguale lunghezza totale ora analizzati, sebbene utilissimi per un orientamento complessivo,

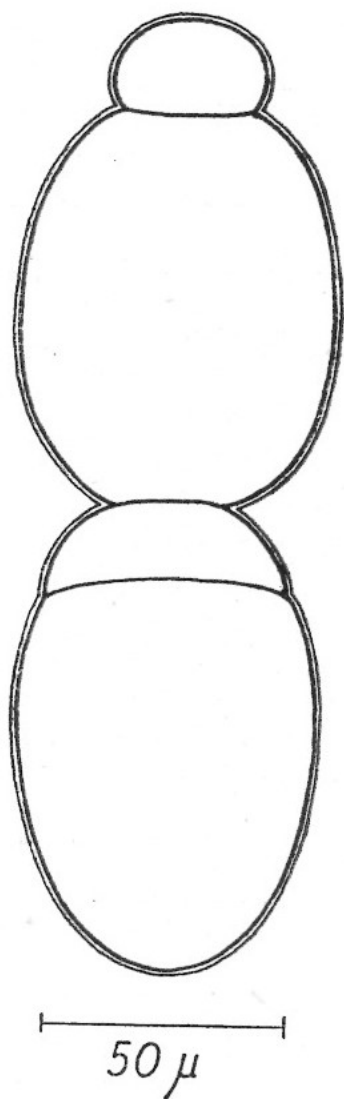


Fig. 5. — Biassociazione di *G. elongatus* fissata in formolo pierico e disegnata alla camera lucida.

non ci danno però la misura della variabilità dei singoli rapporti per cui non è possibile valutare se le differenze rilevate siano statisticamente significative oppure no. A tale scopo sono state compilate tre tabelle. Nella Tabella II sono messi a confronto primiti e satelliti di *G. elongatus* di eguale lunghezza totale per provare l'attendibilità delle differenze tra primiti e satelliti. Sono stati scelti i trofozoiti appartenenti alla classe di  $90\mu$  di lunghezza totale che è la più rappresentata con 16 primiti e 16 satelliti. Nelle Tabelle III e IV si fa invece il confronto tra trofozoiti di *G. elon-*

*gatus* e di *G. macrospora*. Per i primiti (Tab. III) si sono scelte le classi di 83  $\mu$ , ciascuna con 10 individui; per i satelliti (Tab. IV) le classi di 97  $\mu$  con 12 individui per *G. elongatus* e 5 per *G. macrospora*.

Trattandosi di piccoli campioni, per stabilire se le medie hanno una differenza significativa si è usato il *t* di « Student ». In ciascuna delle tre tabelle nella colonna (1) è indicato il rapporto preso in esame; nelle colonne (2) e (3) si riportano i valori delle medie dei due gruppi messi a confronto; nella colonna (4) lo scarto tra le medie; nella (5) lo scarto quadratico medio della differenza tra medie dato da

$$s = \sqrt{\frac{\sum d_1^2 + \sum d_2^2}{(N_1 - 1) + (N_2 - 1)}};$$

infine nella colonna (6) il rispettivo valore di *t* dato da

$$t = \frac{M_1 - M_2}{s \sqrt{1/N_1 + 1/N_2}}$$

L'esame della Tabella II permette di dedurre le seguenti precisazioni:

(1) Primiti e satelliti di *G. elongatus* sono statisticamente diversi. Il comportamento differenziale tra primiti e satelliti da me già segnalato per *G. macrospora* e che ho riferito ad un dimorfismo sessuale (17) è presente anche in *G. elongatus*.

(2) Le differenze in questo caso dipendono essenzialmente dal diverso accrescimento in larghezza dei protomeriti per cui ne sono interessati soltanto i due rapporti in cui compare questa dimensione. Come si è prima osservato, questo diverso comportamento è a sua volta in rapporto con il diverso sviluppo raggiunto dal setto proto-deutomeritico nel primito e nel satellite. Il differente aspetto morfologico tra primito e satellite, quale appare dalla biassociazione della fig. 5, non è dunque esclusivo di quella biassociazione ma vale per la intera popolazione, tenendo presente che le divergenze sono tanto più nette per quanto più adulti sono i trofozoiti.

I dati delle Tabelle III e IV ci danno la piena conferma che i trofozoiti di *G. elongatus* e di *G. macrospora* costituiscono effettivamente due popolazioni statisticamente differenti. Sia per l'indice protomeritico che per l'indice deutomeritico, in tutti i confronti stabiliti, la probabilità che le differenze siano da attribuirsi all'influenza del caso è nettamente inferiore all'1%. Contrariamente a quanto farebbe supporre il nome specifico, protomerite e deutomerite di *G. elongatus* hanno forma meno « allungata » che in *G. macrospora* sia nei primiti che nei satelliti.

Per quanto riguarda gli altri due rapporti nessuno dei confronti può

TABELLA II

CONFRONTO TRA 16 PRIMITI (1) E 16 SATELLITI (2)  
DI *G. ELONGATUS* DI EGUALE LUNGHEZZA TOTALE (= 90  $\mu$ )

(1)	(2) $M_1$	(3) $M_2$	(4) $D$ (M)	(5) $s$ $D$ (M)	(6) $t$ ( $n = 30$ )
LP / WP	0,566	0,420	0,146	0,054	7,604
LD / WD	1,26	1,26	—	—	—
LD / LP	3,93	3,90	0,03	0,403	0,211
WD / WP	1,78	1,28	0,500	0,086	16,447

Per  $n = 30$   $t = 2,750$  è  $P = 0,01$

TABELLA III

CONFRONTO TRA 10 PRIMITI DI *G. ELONGATUS* (1) E 10 PRIMITI  
*G. MACROSPORA* (2) DI EGUALE LUNGHEZZA TOTALE (= 83  $\mu$ )

(1)	(2) $M_1$	(3) $M_2$	(4) $D$ (M)	(5) $s$ $D$ (M)	(6) $t$ ( $n = 18$ )
LP / WP	0,566	0,647	0,081	0,051	3,553
LD / WD	1,16	1,48	0,320	0,175	4,091
LD / LP	3,58	3,46	0,120	0,399	0,672
WD / WP	1,73	1,53	0,200	0,167	2,679

Per  $n = 18$   $t = 2,878$  è  $P = 0,01$

TABELLA IV

CONFRONTO TRA 12 SATELLITI DI *G. ELONGATUS* (1) e 5 SATELLITI  
DI *G. MACROSPORA* (2) DI EGUALE LUNGHEZZA TOTALE (= 97  $\mu$ )

(1)	(2) $M_1$	(3) $M_2$	(4) $D$ (M)	(5) $s$ $D$ (M)	(6) $t$ ( $n = 15$ )
LP / WP	0,418	0,595	0,177	0,050	6,654
LD / WD	1,23	1,86	0,630	0,112	10,573
LD / LP	3,99	4,15	0,016	0,475	0,063
WD / WP	1,33	1,27	0,060	0,078	1,445

Per  $n = 15$   $t = 2,947$  è  $P = 0,01$

ritenersi positivo. L'analisi dei grafici ci aveva del resto già messo in evidenza che l'accrescimento differenziale tra le lunghezze e le larghezze seguiva un comportamento pressochè identico nelle due popolazioni.

Concludendo, le differenze risultate dall'analisi biometrica dei trofozoi sia nel confronto tra le durate relative dei successivi stadi trofici, sia nello studio delle variazioni di forma durante l'accrescimento, sia infine nel raffronto tra i valori dei rapporti per gli individui di eguale lunghezza totale ci autorizzano ad affermare che i parassiti di *Calathus fuscipes* rappresentano indubbiamente una popolazione statisticamente differente da quella costituita dai Gigaductidi rinvenuti in *Laemostenus algerinus*.

#### RAPPORTI SISTEMATICI TRA « GIGADUCTUS ELONGATUS » E GLI ALTRI GIGADUCTIDI.

Prima ancora di iniziare la discussione sul tema principale del lavoro è indispensabile porre subito in rilievo due fatti fondamentali dimostrati all'evidenza dallo studio che precede.

(1) L'appartenenza della gregarina parassita di *Calathus fuscipes* al genere *Gigaductus* non ammette dubbi. Il completamento del suo ciclo biologico ha confermato in pieno l'attribuzione da me stesso proposta <sup>(18)</sup> soltanto sulla base delle modalità di sviluppo del suo primo stadio trofico.

(2) Le gregarine del gruppo *Gigaductus*, durante l'intero ciclo biologico, presentano un comportamento così caratteristico, così affine nello ambito del gruppo e così nettamente differenziato da quello di altri Gregarinidi che non è soltanto legittimo considerare il genere *Gigaductus* un genere a sè, distinto dal genere *Gregarina*, contrariamente a quanto pretese la WATSON <sup>(19)</sup>, ma è del tutto giustificata l'assegnazione di questo genere ad una famiglia a se stante con il nome di *Gigaductidae*, come già sostenuti in un lavoro precedente <sup>(20)</sup>.

Servendoci dei nuovi dati raccolti vediamo ora di affrontare il problema dei rapporti sistematici tra il parassita studiato e gli altri Gigaductidi. Le specie finora riferite al genere *Gigaductus* sono quattro: *G. parvus* Crawley 1903 <sup>(21)</sup>, *G. exiguus* Welmer 1911 <sup>(22)</sup>, *G. elongatus* (Moriggi 1943) <sup>(23)</sup>, *G. macrospora* Filipponi 1948 <sup>(24)</sup>.

Nessuna di queste supposte specie di parassiti è omoxenica con una qualunque delle altre. In nessun caso gli ospiti infetti da due qualsiasi di esse furono raccolti in un medesimo biotopo. Infine mai finora è stato possibile tentare infezioni crociate. Di conseguenza nulla ci è dato sapere non solo circa il grado di affinità genomica tra due qualsiasi di tali pa-

rassiti, ma neppure del loro stato di isolamento riproduttivo. Ciascuna delle quattro popolazioni è stata studiata a sè, e gli unici elementi di confronto sono di natura puramente morfologica.

Per poter addivenire a conclusioni accettabili sarà opportuno tenere distinte nella discussione due questioni di portata diversa e cioè (1) le quattro popolazioni di parassiti costituiscono effettivamente 4 «forme distinte»? (2) in caso affermativo, ciascuna delle 4 forme deve ritenersi rappresentare una «buona specie»? Le risposte che possiamo dare ai due differenti quesiti in base agli elementi per ora in nostro possesso non hanno egual grado di attendibilità.

Esaminiamo nel prospetto seguente i valori micrometrici di gamontocisti, oocisti e massimi gamonti osservati per i quattro parassiti in discussione.

Parassita	Gamontocisti (diametro medio)	Oocisti	Tsofozoite mass. LT × XD
<i>G. parvus</i>	120-200	25 × 10	150 × 90
<i>G. macrospora</i>	55-115; M=90	20 × 8	142,5 × 57
<i>G. elongatus</i>	58-83; M=70,72	14,16 × 6,7	105,6 × 59
<i>G. exiguus</i>	45-55	11,6 × 4,7	75 × 30

Integrando i dati relativi ai trofozoiti massimi con quelli dei diametri gamontocistici, essendo i valori tra loro correlati, potremmo affermare che ciascuna popolazione possiede una differente durata del periodo trofico. Dalla prima all'ultima popolazione tale durata va accorciandosi di un intervallo all'incirca dello stesso ordine di grandezza. Un fenomeno analogo si verifica per le dimensioni oocistiche. Anche in questo caso i valori vanno decrescendo dalla prima all'ultima popolazione di un intervallo quasi della stessa entità. Sebbene i dati sopra riportati non rappresentino in ogni caso il risultato di un'indagine statistica possono ritenersi sufficientemente comparabili tra loro. Se dunque si volesse negare il valore discriminativo di questi dati per due qualunque delle quattro popolazioni il dubbio andrebbe posto alla pari su tutte le altre. Dovremmo cioè supporre trattarsi nei quattro casi di quattro varianti fenotipici di un unico parassita i cui rappresentanti, in ospiti diversi, possano prostrarre il loro accrescimento per una durata differente, raggiungendo così dimensioni massime diverse e dando origine a gamontocisti di volume diverso. Una tale supposizione però non è soltanto gratuita, ma contrasta con dati di fatto accertati. Anzitutto come si è visto, differenze dello stesso ordine di grandezza tra le quattro popolazioni esistono anche nelle dimensioni

oocistiche. Ora le dimensioni oocistiche sono del tutto indipendenti, nell'ambito della stessa specie, dai volumi gamontocistici. Ciò è stato esaurientemente dimostrato per gli Stilocefalidi (25); ma da quanto risulta da questo stesso lavoro, sembra valere anche per i Gigaductidi. In secondo luogo uno dei quattro parassiti (*G. exiguus*) è stato repertato da due AA. diversi (26-27) in due ospiti diversi; eppure le dimensioni oocistiche osservate dai due AA. sono esattamente le stesse. Infine l'analisi biometrica dei trofozoiti di *G. elongatus* e *G. macrospora* fatta nel capitolo precedente mi sembra decisiva a tale riguardo. Essa ha dimostrato come, nonostante il perfetto parallelismo nel ciclo biologico, le due popolazioni posseggano un differente accrescimento relativo e dalla comparazione di trofozoiti di eguale lunghezza totale risultino differenze morfologiche statisticamente significative. I quattro Gigaductidi rappresentano dunque certamente quattro distinte forme. Ma sono essi da considerarsi quattro buone specie?

Appare logico dalle considerazioni fatte all'inizio di questa discussione come nel presente caso si possa parlare solo di « specie morfologiche ». La « specie morfologica » è in pratica un'estrapolazione della « specie biologica » (MAYR) (28) o della « specie genetica » (SIMPSON) (29). Si tratta in sostanza di valutare se le differenze morfologiche rilevabili tra popolazioni per le quali non sia stato possibile saggiare il grado di affinità genomica, nè verificare lo stato di isolamento riproduttivo siano dello stesso ordine di grandezza di quelle esistenti tra le « buone specie » note per lo stesso gruppo zoologico.

Costituendo le quattro popolazioni in discussione i soli rappresentanti della famiglia *Gigaductidae* i termini di confronto dovranno essere necessariamente scelti presso altra famiglia, rendendo così ancor più arbitraria l'estrapolazione. Se prendiamo come termine di paragone i tre Stilocefalidi da me rinvenuti in *Blaps gigas* e *B. mucronata* del Colosseo e che rappresentano tre specie riproduttivamente isolate (30) i quattro Gigaductidi potrebbero a buon diritto considerarsi quattro distinte specie morfologiche. Qualunque sia infatti il carattere preso in considerazione le differenze quantitative esistenti tra le 4 popolazioni di Gigaductidi sono appunto dello stesso ordine di grandezza di quelle che intercorrono tra i tre Stilocefalidi; anzi le differenze tra le dimensioni oocistiche nei quattro Gigaductidi sono ancor più rilevanti che nei tre Stilocefalidi. Se la scarsa variabilità nelle dimensioni oocistiche dimostrata per le specie degli Stilocefalidi valesse anche per i Gigaductidi l'estrapolazione fatta sarebbe del tutto legittima. Ma, sebbene i dati per ora osservati non contradicano una tale illazione, non sono peraltro sufficienti per escludere categoricamente la possibilità opposta. Comunque allo stato attuale delle nostre conoscenze possiamo affermare che il parassita di *Calathus fuscipes* rappresenta cer-

tamente una categoria sistematica dello stesso grado degli altri Gigaductidi e che con ogni probabilità i quattro Gigaductidi finora descritti costituiscono quattro « buone specie ».

#### CONCLUSIONI.

Il rinvenimento delle gamontocisti e delle oocisti della gregarina parassita di *Calathus fuscipes*, completando le nostre conoscenze sul ciclo biologico di questo sporozoo ha confermato inequivocabilmente la sua appartenenza al genere *Gigaductus*.

Le gregarine del gruppo *Gigaductus*, durante l'intero ciclo biologico, presentano un comportamento così caratteristico, così affine nell'ambito del gruppo e così nettamente differenziato da quello di altri Gregarinidi che non è soltanto legittimo considerare il genere *Gigaductus* come un genere a sè, distinto dal genere *Gregarina*, ma è pienamente giustificata l'assegnazione di questo genere ad una famiglia diversa con il nome di *Gigaductidae*.

Il parassita di *Calathus fuscipes* (*Gigaductus elongatus*) non si identifica con nessuno degli altri Gigaductidi descritti. I valori delle gamontocisti, dei trofozoiti massimi osservati e delle oocisti di *G. parvus*, *G. macrospora*, *G. elongatus* e *G. exiguus* vanno degradando dalla prima all'ultima popolazione di un intervallo dello stesso ordine di grandezza. Le quattro popolazioni vanno quindi riferite a quattro distinte categorie sistematiche di eguale grado.

Dall'analisi biometrica comparata dei trofozoiti di *G. macrospora* e *G. elongatus* è risultato che le durate dei successivi stati trofici sono differenti nelle due popolazioni; che i loro trofozoiti posseggono un accrescimento relativo diverso e che infine i rapporti calcolabili tra le varie dimensioni in trofozoiti di eguale lunghezza totale delle due popolazioni presentano differenze statisticamente significative. Questi reperti convalidano l'affermazione precedente, avvalorando altresì l'importanza diagnostica del comportamento biometrico degli stadi trofici, qualora lo studio di esso venga condotto con criteri statistici.

Primiti e satelliti di *Gigaductus elongatus* sono morfologicamente diversi. Il dimorfismo è statisticamente dimostrabile e va interpretato come un dimorfismo sessuale. Un nuovo caso di dimorfismo sessuale nelle Gregarine si aggiunge ai due già da me segnalati per *Gregarina dimorpha* Filipponi 1947 <sup>(31)</sup> e *Gigaductus macrospora* Filipponi 1948 <sup>(32)</sup>.

Gli unici dati in nostro possesso per i quattro Gigaductidi finora descritti sono di natura puramente morfologica. Nulla conosciamo circa il grado di affinità genomica tra due qualsiasi di essi, nè del loro stato di

isolamento riproduttivo. Tuttavia, per quanto è lecito dedurre dal confronto con le differenze morfologiche rilevabili tra specie di Gregarine riproduttivamente isolate, quali *Stylocephalus gigas* Filipponi 1950, *S. reticulatus* Filipponi 1950 e *S. mucronatus* Filipponi 1951 <sup>(33)</sup> è molto probabile che i quattro Gigaductidi rappresentino effettivamente quattro distinte specie. Evidentemente possiamo solo accettarle come « specie morfologiche ». E poichè la « specie morfologica » è in sostanza un'estrapolazione della « specie biologica » non si può escludere categoricamente che ulteriori ricerche sperimentali possano al contrario dimostrarci trattarsi solo di quattro sottospecie o razze. Esiste però anche la possibilità di una conferma; anzi, del pari di quanto è avvenuto per gli Stilocefalidi <sup>(34)</sup> indagini più complete e condotte su più vasta scala potrebbero rivelare la presenza, in uno stesso ospite, di più distinte specie di Gigaductidi.

Il contributo sperimentale alla conoscenza dei Gigaductidi, apportato con il presente lavoro, mentre dunque risolve alcuni problemi, altri non meno interessanti ne dischiude. Tra questi va anche inclusa la probabile esistenza di riproduzioni vegetative di cui si è fatto cenno in una nota.

Purtroppo l'estrema difficoltà di rinvenire materiale infetto lega ad un puro gioco di fortuna la possibilità di completare lo studio di questa caratteristica famiglia di Gregarinidi, per cui non è facile prevedere quando i nuovi problemi prospettati in questo lavoro potranno avere la loro soluzione definitiva.

Roma - Istituto Superiore di Sanità - Laboratorio di Parassitologia.

#### BIBLIOGRAFIA

- (<sup>1</sup>) Arch. Protistenkunde 96, 221 (1943).
- (<sup>2</sup>) Arch. Zool. It. 33, 293 (1948).
- (<sup>3</sup>) Proc. Acad. Nat. Sci. Phil. 55, 632 (1903).
- (<sup>4</sup>) Biol. Monogr. Illinois 2, III, 178 (1916).
- (<sup>5</sup>) Arch. Zool. It. 33, 309 (1948).
- (<sup>6</sup>) Schr. physik. ökonom. Ges. Königsberg 52, 103 (1911).
- (<sup>7</sup>) Arch. Zool. It. 33, 304 (1948).
- (<sup>8</sup>) Riv. Parass. 12, (in corso di stampa)
- (<sup>9</sup>) Riv. Parass. 11, 113 (1950).
- (<sup>10</sup>) Arch. Protistenkunde 96, 221 (1943).
- (<sup>11</sup>) Arch. Zool. It. 33, 306 (1948).
- (<sup>12</sup>) Riv. Parass. 11, 171 (1950).
- (<sup>13</sup>) Riv. Parass. 10, 245 (1949).
- (<sup>14</sup>) Arch. Protistenkunde 96, 221 (1943).
- (<sup>15</sup>) Arch. Zool. It. 33, 223 (1948).
- (<sup>16</sup>) Rend. Ist. Sup. Sanità 14 (in corso di stampa).

- (17) Arch. Zool. 33, 298 (1948).
  - (18) Arch. Zool. It. 33, 314 (1948).
  - (19) Biol. Monogr. Illinois 2, III, 178 (1916).
  - (20) Arch. Zool. It. 33, 319 (1948).
  - (21) Proc. Acad. Nat. Sci. Phil. 55, 632 (1903).
  - (22) Ser. Physik. ökonom. Ges Königsberg 52, 103 (1911).
  - (23) Arch. Protistenkunde 69, 221 (1943).
  - (24) Arch. Zool. It. 33, 311 (1948).
  - (25) Riv. Parass. 11, 113 (1950).
  - (26) WELLMER L., Schr. physik. ökonom. Ges. Königsberg 52, 103 (1911).
  - (27) MORIGGI M., Arch. Protistenkunde 96, 221 (1943).
  - (28) Systematics and the origin of species, Columbia University Press, 3<sup>a</sup> ed. (1947), pag. 119.
  - (29) Bull. Am. Museum Nat. Hist. 85, 10 (1945).
  - (30) Rend. Ist. Sup. Sanità 14 (in corso di stampa).
  - (31) Rend. Acc. Naz. Lincei [8] 2, 856 (1947).
  - (32) Arch. Zool. It. 33, 298 (1948).
  - (33) Rend. Ist. Sup. Sanità 14 (in corso di stampa).
  - (34) Riv. Parass. 12 (in corso di stampa).
-