



SINOPSE DAS ESPÉCIES DO GÊNERO *Nematopsis* SCHNEIDER, 1892 DA FAUNA BRASILEIRA

Synopsis of the species of the genus *Nematopsis* Schneider, 1892 of the Brazilian aquatic fauna

Carlos Azevedo 

Laboratório de Parasitologia e Patologia Animal, Centro Interdisciplinar de Investigação Marinha e Ambiental, Universidade do Porto (CIIMAR/UP), Portugal

*Autor correspondente: Azevedo, C., e-mail: azevedo1934@gmail.com

RESUMO

Esta sinopse corresponde à reunião dos dados morfológicos e ultraestruturais da fase de oocisto de diferentes espécies do género *Nematopsis* Schneider, 1892, microparasita pertencente ao filo Apicomplexa Levine, 1970, descrito em hospedeiros coletados, exclusivamente na fauna aquática do Brasil. Estes microparasitas infetam, diferentes órgãos e tecidos, principalmente, de bivalves e gastrópodes marinhos de diferentes áreas geográficas da costa atlântica e em áreas estuarinas adjacentes. Por outro lado, várias publicações reportam descrições de espécies não identificadas nominalmente. Este documento tem por objetivo reunir os dados publicados relativos a espécies do género *Nematopsis* que foram descritos, reportando os vários aspetos morfológicos de interesse relativos a estes microparasitas. Em algumas publicações foram reportados aspetos da morfologia ultraestrutura dos oocistos e aspetos da reação à ação histopatológica devida à ação resultante deste parasitismo.

Palavras-Chave: Sinopse, microparasitas, morfologia ultrastructural, oocistos, *Nematosis*, Brasil.

ABSTRACT

This synopsis corresponds to the collection of morphological and ultrastructural data from the oocyst stage of different species of the genus *Nematopsis* Schneider, 1892, a microparasite belonging to the phylum Apicomplexa Levine, 1970, described in hosts collected exclusively from the aquatic fauna of Brazil. These microparasites infect different organs and tissues, mainly of bivalves and marine gastropods from different geographic areas of the Atlantic coast and adjacent estuarine areas. On the other hand, several publications report descriptions of species that are not identified by name. This document aims to bring together published data relating to species of the genus *Nematopsis* that have been described, reporting the various morphological aspects of interest relating to these microparasites. In some publications, aspects of the ultrastructural morphology of oocysts and aspects of the reaction to histopathological action due to the action resulting from this parasitism were reported.

Keywords: Synopsis, microparasites, ultrastructural morphology, oocysts, *Nematopsis*, Brazil.

INTRODUÇÃO

O género *Nematopsis* Schneider, 1892 abrange um pequeno grupo de microparasitas contendo cerca de 40 espécies descritas pertencendo ao filo Apicomplexa Levine, 1970 e distribuídas por diferentes regiões geográficas (Tuntiwaranuruk et al., 2004; Abdel-Baki et al., 2012; Queiroga et al., 2015; Suja et al., 2016; Silva et al., 2019; Azevedo et al., 2023). Este parasita desenvolve um ciclo de vida em que envolvem dois grupos de hospedeiros, os crustáceos como hospedeiros definitivos e os bivalves e gastrópodes, como hospedeiros intermediários. A primeira descrição do ciclo de vida de *Nematopsis* foi reportada por Prytherch (1938 e 1940).

Durante vários anos, a posição taxonómica dos géneros *Nematopsis* e *Porospora* (ambos pertencente à família Porosporidae Labbé, 1899) (Azevedo et al., 2023) foi muito controversa, sendo estes géneros considerados dois distintos géneros (Sprague, 1970) e, mais tarde, considerados como sinónimos (Desportes et al., 1977). Estudos da morfologia ultraestrutural, clarificou a nítida separação em dois géneros distintos (Azevedo & Cachola, 1992). A maioria das espécies do género têm sido reportados como agentes infecciosos patogénicos para os seus hospedeiros e referidos como causador de danos histopatológicos, causadores de mortalidade (Azevedo & Cachola, 1992; Azevedo et al., 2023).

O presente estudo de revisão do conteúdo das publicações sobre *Nematopsis* sp. coletados no Brasil, reporta diferentes aspetos morfológicos e ultraestruturais dos oocistos, fase do ciclo de vida de fácil observação em microscopia.

MATERIAL E MÉTODOS

Considerando que a maior parte dos artigos publicados sobre espécies do género *Nematopsis* coletados em hospedeiros da fauna marinha brasileira, reportam os aspetos morfológicos dos seus oocistos e as particularidades dos seus hospedeiros, daremos mais ênfase ao processamento para a obtenção dos aspetos microscópicos para a observação com diferentes tipos de microscópios de luz (LM), contraste de interferência diferencial (DIC), electrónico de transmissão (TEM) e de varrimento (Scanning) (SEM). O material biológico estudado corresponde a variadas espécies de bivalves e de gastrópodes coletados em várias regiões da costa brasileira e o seu processamento para os estudos microscópicos são apresentados em detalhe nas respetivas publicações originais. A metodologia usada no processamento dos oocistos das diferentes espécies do género *Nematopsis* podem ser obtidas nos manuscritos dos diferentes artigos reportados em “Referências”.

RESULTADOS

Todos os resultados aqui reportados neste documento descrevem a morfologia e a ultraestrutura dos oocistos, fase do complexo ciclo de vida do género *Nematopsis* que foi reportado pela primeira vez por Prytherch em 1938 e 1940 (Figura 1). Este parasita tem sido descrito em diferentes órgãos de espécies de bivalves e de gastrópodes, coletados no Brasil com base na morfologia dos oocistos, observados em LM, DIC, TEM e SEM.

a) DESCRIÇÃO DO PROTÓTIPO DA MORFOLOGIA GERAL DOS DIFERENTES OOCISTOS

Os oocistos das diferentes espécies variam em pormenores específicos, os quais só são observados em imagens ultraestruturais. São células uninucleadas que possuem uma parede de diferente espessura que apresenta na região apical um orifício, designado micrópilo obturado por um opérculo de forma e dimensão variável de acordo com a espécie de *Nematopsis* (Figura 2). A parede do oocisto de forma e dimensão variável condiciona no seu interior uma célula uninucleada enrolada de forma vermiforme que corresponde a um esporozóito. A parede é geralmente constituída duas camadas de substâncias de diferentes eléctron densidades, sendo externa mais densa (Figuras 2, 5). Na fase inicial da infeção, o opérculo desliga-se do micrópilo e o esporozóito migra através do micrópilo para o exterior, proporcionando uma nova infeção (Figuras 3a, b).

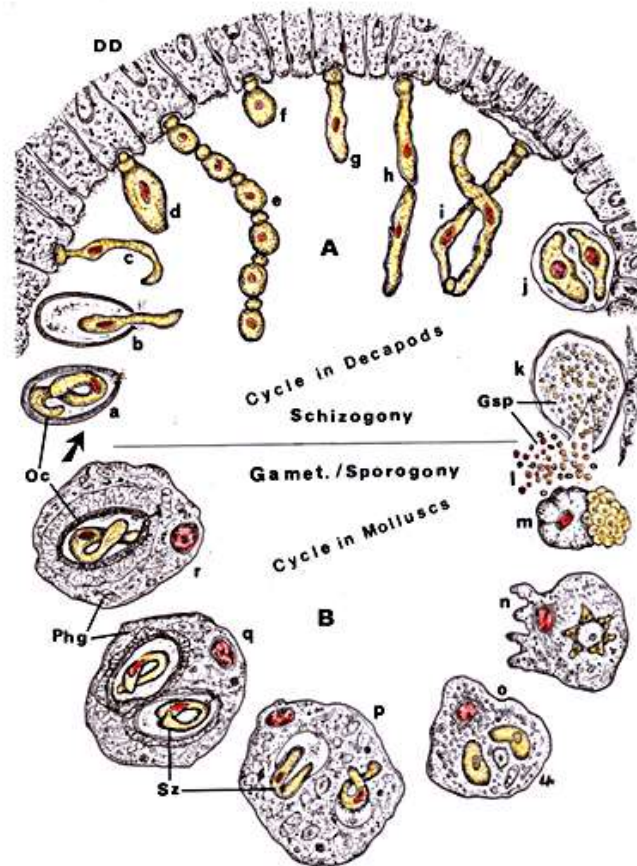


Figura 1. Desenho esquemático da representação do ciclo de vida e respectivas fases do parasita do género *Nematopsis* Schneider, 1892 que ocorrem no tubo digestivo de crustáceos - hospedeiros definitivos (Fase Esquizogonia - estádios "a-k") e a fase que se desenvolve em tecidos de bivalves ou gastrópodes - como hospedeiros intermediários (Fase Gametogonia e Esporogonia - estádios "i-r") (Redesenhado de Prytherch, 1940).

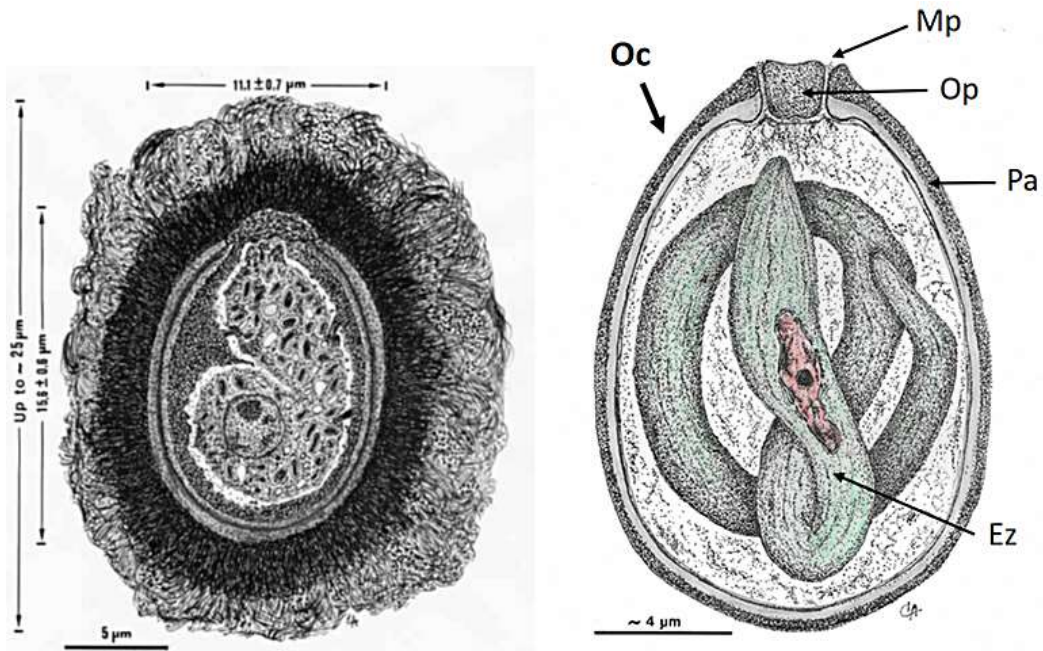


Figura 2. Desenhos esquemático de oocistos de duas espécies diferentes do género *Nematopsis* mostrando a sua organização ultrastructural: Oc – Oocisto; Mp - Micrópilo; Pa - Parede do oocisto; Op - Opérculo; Ez -Esporozóito.

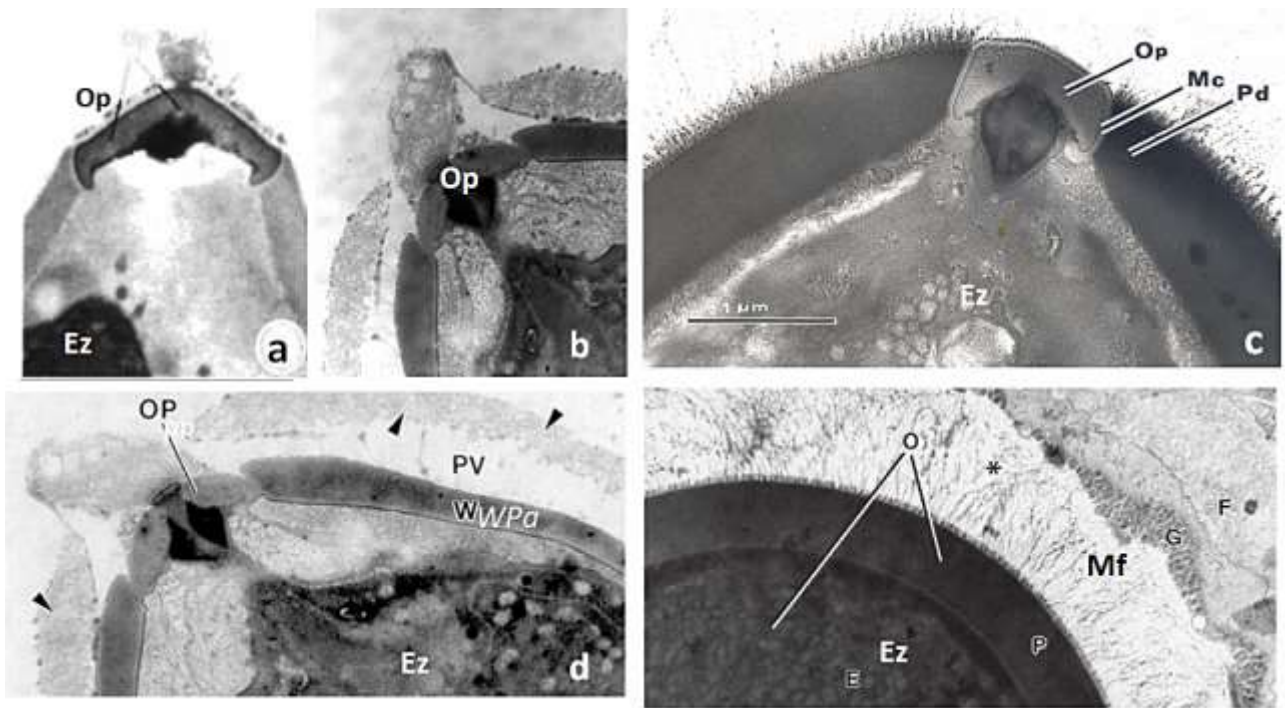


Figura 3. Microfotografias de ultraestruturas de particularidades morfológicas de oocisto de várias espécies do género *Nematopsis*: (a-d) - aspectos do sistema opercular, mostrando a parede do oocisto (Pa), o opérculo (Op) e micropílo (Mc) e o esporozóito (Ez); (e) - Aspecto da parede do oocisto (P) rodeado de uma rede anastomosada de microfibrilas (Mf).

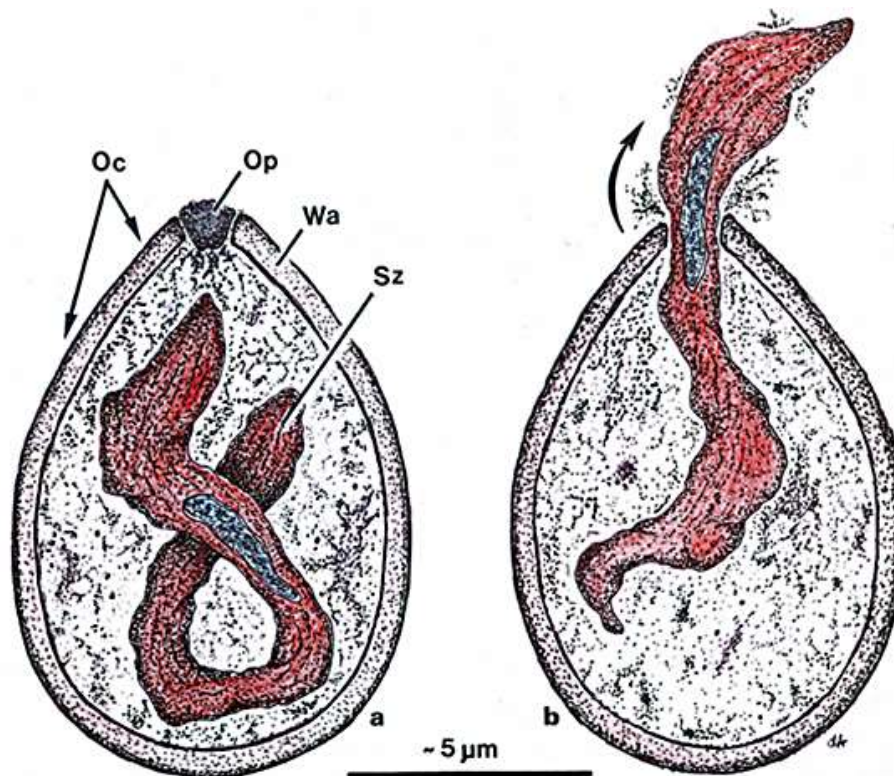


Figura 4. Desenhos esquemáticos de dois oocistos (Oc) em estádios sequenciais do ciclo de vida: a) estado de oocisto maduro mostrando a posição vermiforme do esporozóito (Sz) que se encontra quiescente; b) estado de oocisto mostrando a excisão do esporozóito através do micropílo, após a ingestão pelo crustáceo.

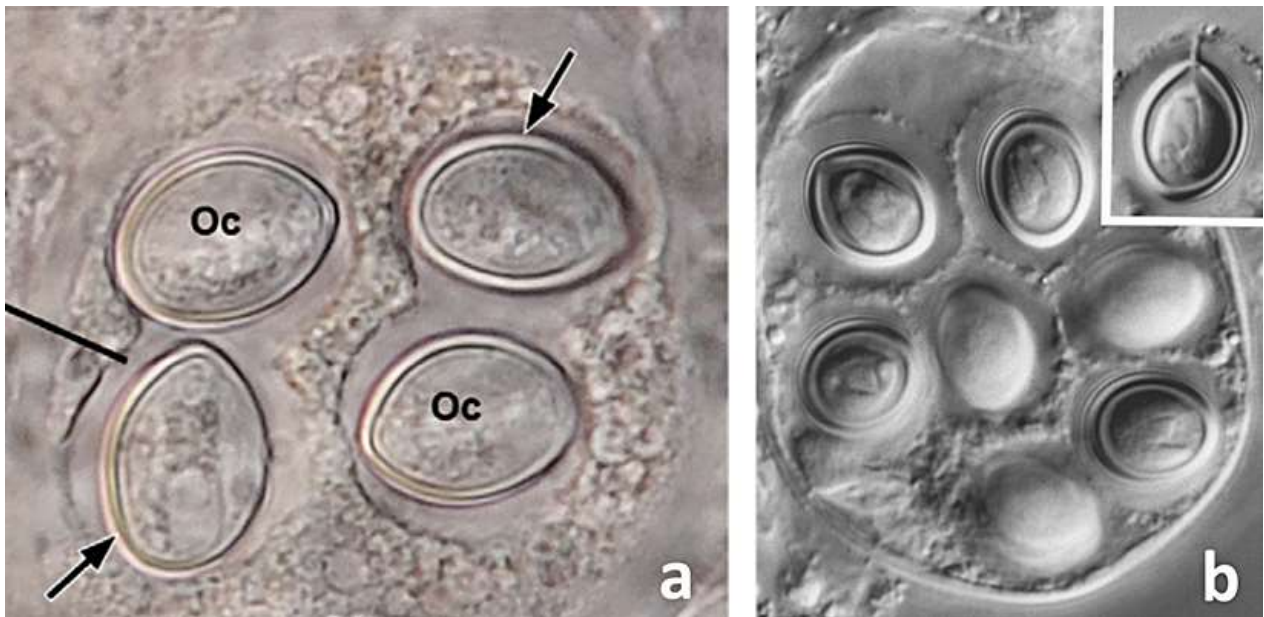


Figura 5. Microfotografia de oocistos (Oc) observados em diferentes tipos de microscopia de luz. a) Microscópio de luz; b) Microscópio “DIC” (contraste de interferência diferencial). No canto superior direito: um oocisto isolado observado em DIC.

b) DESCRIÇÃO DE DADOS DE DIFERENTES ESPÉCIES DO GÊNERO *Nematopsis*

Na literatura apenas alguns artigos com aspectos do gênero *Nematopsis* têm sido publicados reportando a ultraestrutura dos oócitos e apontado os aspectos ultraestruturais específicos que permitiram a criação dessas espécies.

***Nematopsis mytella* Azevedo & Matos, 1999**

Oocistos deste microparasita, isolados ou agrupados, foram observados dentro de vacúolos parasitóforos (VP) de fagócitos envolventes, cada um contendo um único oocisto, localizado no tecido branquial do mexilhão *Mytella guyanensis* (Mytelidae) coletado no estuário do rio Amazonas. Cada fagócito era cercado por uma fina camada composta de material elétron-lúcido. Os oocistos tinham ~23 μm comprimento, ~20 μm de largura e a parede tinha ~19 μm de espessura. A zona apical do oocisto continha um micrópilo circular coberto por um opérculo ligado à membrana VP por um cordão denso. Externamente, a parede do oocisto era cercada por numerosas microfibrilas longas e anastomosadas ligadas à parede e conectado à membrana fotovoltáica. Vários densos corpos dentro do PV foram observados. Cada oocisto continha um único esporozoíto vermiforme uninucleado. Este parasita, comparado com as espécies anteriormente descritos, mostrava características morfológicas específicas dos seus oocistos, tendo sido denominado de *Nematopsis mytella*.

Esta espécie de microparasita do gênero *Nematopsis*, foi a primeira a ser descrita e registrada no Brasil (Azevedo & Matos, 1999).

***Nematopsis gigas* Azevedo & Padovan, 2004**

Em fagócitos do tecido do manto do gastrópode *Nerita ascencionis* (Neritidae), coletado na costa atlântica da Ilha de “Fernando de Noronha” situada a cerca de 350 km da costa nordeste do Brasil, foram observados numerosos oocistos, cada um contido num vacúolo parasitóforo (VP), e identificados como pertencendo ao gênero *Nematopsis*. Os fagócitos eram circundados por uma parede fina composta de material luzente. Os oocistos tinham ~21 μm de comprimento e 11 μm de largura. A parede do oocisto tinha ~0.2 μm de espessura e a zona apical continha um micrópilo, orifício com 1,0-1,2 μm de diâmetro, coberto por um opérculo com cerca de 0,25 μm de espessura. Externamente, a parede do oocisto era cercada por numerosas microfibrilas anastomosadas fixadas à parede e estendendo-se em direção à periferia do VP.

Algumas microfibrilas formavam uma rede densa e complexa que circundava o oocisto no meio do VP que se abria apenas na zona apical próxima à região externa do sistema opercular. Circundado pela parede do oocisto ocorria uma célula uninucleada - o esporozóito, com enrolamento vermiforme.

Com base nos dados obtidos por LM e TEM e especificidade do hospedeiro, o parasita, *Nematopsis gigas*, distinguio-se da espécie mais próxima, tendo sido considerada uma como uma espécie nova (Azevedo & Padovan, 2004).

***Nematopsis mytella* Azevedo & Matos, 1999**

Esta espécie descrita anteriormente foi encontrada e reescritas noutros hospedeiros. Oocistos microscopicamente identificados como pertencendo ao género *Nematopsis* foram encontrados e descritos no pé e nas brânquias dos bivalves, *Mytella falcata* e *Crassostrea rhizophorae*, ambas coletadas na costa marítima do Recife (Brasil). Observações dos oocistos em LM, DIC e TEM mostraram a semelhança morfológica e ultrastructural, bem como as dimensões dos oocistos comparados com oocistos da espécie *N. mytella*, publicada anteriormente, sugeriram que se tratava da mesma espécie (Padovan et al., 2003).

Situação semelhante ocorre com a descrição de oocistos identificados como pertencendo ao género *Nematopsis*, encontrados em bivalves coletados nas brânquias e mantos dos bivalves *Anomalocardia brasiliiana* (n. v. berbigão), coletado na região costeira de Florianópolis (SC) e em *Crassostrea rhizophorae* (n. v.- ostra do mangue) da região da costa paranaense perto de Curitiba (PR). Analisados os dados da observação em LM e TEM, foi constatado que os dados morfológicos e ultraestruturais dos oocistos eram semelhantes aos dados da espécie *N. mytella*, anteriormente descrita, pelo que o parasita foi incluído nesta espécie (Magalhães et al., 2006).

Descrição de dados de *Nematopsis* sp. Schneider, 1892

A maior parte das publicações sobre o género *Nematopsis*, microparasita infetante da fauna aquática brasileira, foram efetuadas na base de análises microscópicas de LM, tecnologia que não fornece dados pormenorizados das diferentes especificidades dos oocistos sobre morfologia dos oocistos, localização das infeções dos estados histopatológicos, prevalências e locais de coletas que permitam a sua identificação.

Nesta seção do manuscrito são reportados em resumo, vários aspetos dos oocistos, seguindo a ordem de antiguidade das publicações:

Nascimento, I. A., Smith D. H., Kern II, F. & Pereira, A. S. 1986

A ostra *Crassostrea rhizophorae* da Baía de Todos os Santos, Bahia, Brasil sofreu forte mortalidade devido á infeção produzida por um microparasita do género *Nematopsis* sp. foi o único parasita encontrado a infetar as ostras, parecendo ser o fator de mortalidade, causada pela perda de glicogénio armazenado, diminuição da gametogénese, edema e metaplasia dos divertículos digestivos. Vários aspetos patológicos dos tecidos infetados, sugerem a hipótese na interferência da cessação do processamento da alimentação, fator que pode ter contribuído para as altas mortalidades que ocorreram (Nascimento et al., 1986).

Lima, F. C. Abreu, M. G. & Mesquita, E. F. M. 2001

Monitoramento histopatológico de mexilhão *Perna perna* da Lagoa de Itaipu, Niterói, foram encontrados oocistos de *Nematopsis* sp. nas brânquias de 43 (35,8%) animais. Embora este parasita seja referido como causador de histopatologias em ostras, neste estudo, a presença deste microparasita pareceu não estar a condicionar nenhum processo patológico (Lima et al., 2001).

Sabry, R. C. & Magalhães, A. R. 2005

A análises macroscópicas e histopatológicas em ostras (*Crassostrea rhizophorae* e *C. gigas*) coletadas na Praia da Ponta do Sambaqui-Baía Norte da Ilha de Santa Catarina, permitiu observar a presença de várias espécies de parasitas, entre as quais se encontraram oocistos identificados como pertencendo ao género

Nematopsis. A mortalidade dos hospedeiros infetados foi de ~70% e de ~48%, respetivamente, em *C. rhizophorae* e *C. gigas* (Sabry & Magalhães, 2005).

Sabry, R. C. Gesteira, T. C. V. & Boehs, G. 2007

Ostras de mangue da espécie *Crassostrea rhizophorae* foram observadas no estuário do Rio Jaguaribe, litoral leste do Estado do Ceará, Brasil. Foram realizadas análises macroscópicas e histopatológicas nos tecidos das ostras, nas quais se evidenciou a presença de vários parasitas, entre eles inúmeros oocistos do género *Nematopsis* localizados nas brânquias e no manto. Os oocistos apresentavam tamanho médio de ~11 µm de comprimento e ~9,1 µm de largura, sendo observados até 3 oocistos por fagócito. Apesar da alta prevalência de infeção por oocistos, os animais infectados não apresentaram alteração no seu ciclo reprodutivo (Sabry et al., 2007).

Boehs, G. Villalba, A. Ceuta, L. O. & Luz, J. R. 2010

Este trabalho relata os parasitas encontrados em três moluscos bivalves explorados comercialmente (*Mytella guyanensis*, *Anomalocardia brasiliana* e *Iphigenia brasiliana*) de uma região estuarina de Ilhéus, sul da Bahia, Brasil. Diferenças notáveis foram encontradas na comunidade parasitária entre as três espécies de moluscos envolvidos no estudo, que ocupavam diferentes habitats na região estuarina do rio Cachoeira. Entre os parasitas foram encontrados *Nematopsis* sp. nas brânquias, manto, gónadas, glândula digestiva e músculo do pé e nas gónadas. Não foi detetada variação temporal significativa na prevalência do parasita e a baixa intensidade de infeção, sugerem que não há risco patológico grave para as populações dos moluscos estudados (Boehs et al., 2010).

Brito, L. O. Barros, J. C. N. Gálvez, A. O. & Barros, F. N. 2010

Este parasita foi descrito em cultura de ostras *Crassostrea rhizophorae* cultivada em zonas estuarinas do Estado de Pernambuco, Brasil, tendo sido coletado nos tecidos do hepatopâncreas, músculo adutor, guelras e manto. Na análise histopatológica dos órgãos infetados foram verificadas várias alterações, nomeadamente, a destruição dos tecidos. A percentagem de espécimes infetados em 100 observados foi de 100% (Brito et al., 2013).

Ceuta, L. O. & Boehs, G. 2012

Vários microparasitas infetando o bivalve da espécie *Mytella guyanensis* (Bivalvia) coletada na Baía de Camamu (BA) foram processados por técnica rotineira de histologia e observados em LM. Entre os parasitas encontrados foram observados oocistos de *Nematopsis* sp. (Apicomplexa), principalmente nas brânquias, manto e glândula digestiva. Todos os animais apresentavam oocistos e os exemplares com mais elevada infeção mostravam alteração nos palpos labiais (Ceuta & Boehs, 2012).

Zeidan, G. C. Luz, M. A. S. & Boehs, G. 2012

Este estudo investigou os parasitas de três espécies de bivalves de importância comercial (*Crassostrea rhizophorae*, *Mytella guyanensis* e *Lucina pectinata*) do litoral sul da Bahia, Brasil. Foram coletados em três localidades. Os espécimes de bivalves foram examinados macroscopicamente quanto à presença de parasitas ou sinais de doença. Entre os vários parasitas observados foram encontrados oocistos de *Nematopsis* sp. em *C. rhizophorae* e *M. guyanensis*. Uma alta prevalência de *Nematopsis* sp. foi observada, mas pareceu não ter causado nenhum dano ao hospedeiro (Zeidan et al., 2012).

Brandão, R. P. Boehs, G. & Silva, P. M. 2013

A ostra *Crassostrea rhizophorae* do litoral sul da Bahia (Nordeste do Brasil, coletada nos estuários do Maraú (Baía de Camamu) e Graciosa foram examinadas macroscopicamente para estudos de sanidade relativos à presença de microparasitas e da sua ação histopatogénica. Análise histológica revelou a presença

de vários microrganismos, entre os quais se observaram microparasitas do género *Nematopsis*. A alta prevalência deste microparásita causou alterações histopatológicas que afetaram, significativamente, a saúde dos hospedeiros (Brandão et al., 2013).

Cova, A. W. Júnior, M.S. Boehs, G. & Sousa, J. M. 2015

Várias espécies de microparasitas infetando a ostra-do-mangue *Crassostrea rhizophorae* foram estudados numa unidade de cultivo no estuário do rio Graciosa em Taperoá, Bahia. Os parasitas foram processados por meio de técnicas histológicas de rotina e examinados em microscopia de luz, tendo sido observadas infestações com a presença de vários parasitas, entre os quais se encontravam espécies não identificadas do género *Nematopsis*. Os dados obtidos permitiram mostrar uma baixa intensidade de infecção e prevalência dos parasitas, exceto para os hospedeiros que mostravam um bom estado sanitário de saúde das ostras no cultivo que estavam infetadas com *Nematopsis* (Cova et al., 2015).

Queiroga, F. R. Vianna, R. T. Vieira, C. A. Farias, N. D. & da Silva, P. M. 2015

Na ostra da espécie *Crassostrea gasar*, bivalve usado como alimento e fonte de renda para população, foram coletadas de culturas no estuário do Rio Mamanguape (PB), tendo sido detetados vários parasitas, entre os quais se encontrava o abpicomplexa do género *Nematopsis*. A análise histopatológica revelou a presença de variados níveis de frequências do parasita, alguns dos quais níveis elevados que atingiram cerca de 100%. (Queiroga et al., 2015).

Camilo, V. M. A. Souza, J. C. Freitas, F. Miranda, F. S. Campiolo, S. & Boehs, G. 2018

Neste estudo foi investigado o parasitismo por *Nematopsis* sp. em *Mytella guyanensis* (Bivalvia: Mytilidae) num manguezal de uma Reserva Marinha da Baía do Iguape, Bahia, Brasil. As coletas dos parasitas feitas num elevado número de espécimes foram medidas, pesadas e examinadas macroscopicamente e processados segundo as técnicas histológicas clássicas para observação microscópica. A frequência de *Nematopsis* sp. foi de cerca de 99% tendo o manto sido o órgão de maior frequência de infecção (~46%), seguido das gónadas (~18%). Pelos autores foi reportada que a elevada frequência de *Nematopsis* sp. deve ser levada em consideração para a sustentabilidade dos estoques naturais, principalmente, se tal parasitismo ocorrer, simultaneamente, com a presença de outros patógenos e condições ambientais estressantes (Camilo et al., 2018).

Silva, T. J. Soares, E. C. Casal, G. Rocha, S. Santos, L. Nascimento, R. Oliveira, E. & Azevedo, C. (2019)

A morfologia ultrastrutural detalhada do fagócito aprisionando oocistos do microparásita do género *Nematopsis* infetando as miofibrilas do músculo adutor da ostra *Crassostrea rhizophorae*, coletada no litoral da cidade de Maceió (AL), Brasil, foi estudado em observações em LM e TEM. Cada oocisto estava encarcerado num vacúolo parasitóforo do fagócito. A parede dos oocistos era composta por material elétron lúcido e homogéneo formado por três camadas de igual espessura, possuindo em posição apical uma micropila, orifício circular obturado pelo opérculo. Os oocistos apresentavam forma elipsoide com sua parede cercada por uma complexa rede de numerosas microfibrilas. No interior da parede circundante, encontrava-se o esporozoítio uninucleado enrolado de forma vermiforme. A morfologia ultrastrutural permitiu identificar o parasita como pertencendo ao género *Nematopsis* (Silva et al., 2019).

DISCUSSÃO

Tendo em consideração o vasto acervo de publicações que reportam os diferentes aspetos das variadas espécies do género *Nematopsis* Schneider, 1892, é incontornável que este microparásita tenha uma vasta distribuição geográfica, onde tem ocorrido, acentuando o histopatogénico impacto com consequente morbidade e mortalidade nos hospedeiros infetados (Azevedo & Cachola, 1992; Azevedo et al., 2023)

O enigmático género *Nematopsis* teve durante muitos anos, uma controversa posição taxonómica baseado na análise morfológica dos seus oocistos (primariamente designados por esporos) tendo sido

considerado sinónimo do género *Porospora*, ambos os géneros pertencentes à família Porosporidae Labbé, 1899. Mais tarde, considerando assinaláveis diferenças entre os oocistos dos dois géneros, Sprague (1970) restaurou os dois distintos géneros. Esta controversa posição taxonómica, voltou a ser sugerida para que a sinomínia entre os dois géneros voltasse a ser considerada (Desportes et al., 1977), mas esta sugestão não teve aceitação e nunca foi considerada (Azevedo & Cachola, 1992).

Das cerca de 40 espécies descritas do género *Nematopsis* e das inúmeras não especificamente identificadas, poucas foram as que basearam as descrições com dados ultraestruturais dos seus oocistos (Azevedo & Cachola, 1992; Azevedo & Matos, 1999; Padovan et al., 2003; Azevedo & Padovan, 2004; Magalhães et al., 2006; Silva et al., 2019). O uso da microscopia eletrónica de transmissão, é hoje uma das tecnologias microscópicas que põe em evidência particularidades específicas dos objetos microscópicos estudados, permitindo observar os pormenores detalhados que a convencional microscopia ótica não consegue pôr em evidência.

Com sucede em todas as áreas geográficas, as variações dos níveis de prevalências reportando a presença de *Nematopsis* sp. infetando a fauna brasileira, estão condicionadas por vários fatores ambientais, determinado níveis variáveis que podem atingir os 100%, até níveis inferiores (Nascimento et al., 1986; Lima et al., 2001; Sabry & Magalhães, 2005; Pinto & Boehs, 2008; Brito et al., 2010; Ceuta & Boehs, 2012). Os altos níveis de prevalência deste microparasita são afrontados, principalmente nas zonas de culturas, com muita preocupação devido a inesperadas perdas de parte das culturas.

Tentativas de processamento de profilaxia nas culturas de bivalves, em circuito fechado, não tem tido resultados satisfatórios.

REFERÊNCIAS

- Abdel-Baki, A-A. Al-Quraishy, S. Dkhil, M. A. Al-Nasr I, Oliveira E, Casal G. & Azevedo, C. (2012). Ultrastructural characteristics of *Nematopsis* sp. oocysts (Apicomplexa: Porosporidae), a parasite of the clam *Meretrix meretrix* (Veneridae) from the Arabian Gulf, Saudi Arabia. *Folia Parasitol (Praha)*. 59(2): 81-86. Doi: <https://doi.org/10.14411/fp.2012.012>
- Aguirre-Macedo, M. L, Simá-Álvarez, R. A. Román-Mangaña, M. K. & Güemez-Ricalde, J. I. (2007). Parasite survey of the Eastern oyster *Crassostrea virginica* in coastal lagoons of the Southern Gulf of Mexico. *J. Aquat. Anim. Health.*, 19: 270-279. Doi: <https://doi.org/10.1577/H06-050.1>
- Azevedo, C. & Cachola, R. (1992). Fine structure of the apicomplexa oocyst of *Nematopsis* sp. of two marine bivalve molluscs. *Dis Aquat. Org.* 14: 6973. Doi: <https://doi.org/10.3354/dao014069>
- Azevedo, C. & Matos, E. (1999). Description of *Nematopsis mytella* n. sp. (Apicomplexa), parasite of the mussel *Mytella guyanensis* (Mytelidae) from the Amazon estuary and description of its oocysts. *Eur. J. Protistol.*, 35: 427-433. Doi: [https://doi.org/10.1016/S0932-4739\(99\)80052-2](https://doi.org/10.1016/S0932-4739(99)80052-2)
- Azevedo, C. & Padovan, I. (2004). *Nematopsis gigas* n. sp. (Apicomplexa), a parasite of *Nerita ascencionis* (Gastropoda, Neritidae) from Brazil. *J. Eukaryot. Microbiol.* 51(2): 214-219. <https://doi.org/10.1111/j.1550-7408.2004.tb00548.x>
- Azevedo, C. Rocha, S. & Casal, G. (2023). Morfological and ultrastructural description of *Nematopsis spisula* sp. nov. (Apicomplexa) inhabiting *Spisula solida* (Bivalvia) on the Portuguese coast. *Bull. Mar. Sci.*, 99(4): 547-557.
- Boehs, G. Villalba, A. Ceuta, L. O. & Luz, J. R. (2010). Parasites of three commercially exploited bivalve mollusc species of the estuarine region of the Cachoeira river (Ilhéus, Bahia, Brazil). *J. Invertebr. Pathol.*, 103(1): 43-47.
- Brandão, R. P. Boehs, G. & Silva, P. M. (2013). Health assessment of the oyster *Crassostrea rhizophorae* on the southern coast of Bahia, northeastern Brazil. *Rev. Bras. Parasitol. Vet.*, 22: 8491. Doi: <https://doi.org/10.1590/S1984-29612013005000007>

- Brito, L. O. Barros, J. C. N. Gálvez, A. O. & Barros, F. N. (2010). Presence of *Nematopsis* sp. (Protozoa, Apicomplexa) in the oyster, *Crassostrea rhizophorae* (Guilding, 1828), cultivated in the state of Pernambuco, Brazil. *World Aquac.*, 41(1): 60–62.
- Camilo, V. M. A. Souza, J. C. Freitas, F. Miranda, F. S. Campiolo, S. & Boehs, G. (2018). Parasitism by *Nematopsis* sp. (Apicomplexa: Eugregarinida) in *Mytella guyanensis* at the Marine Extractive Reserve Baía do Iguape, Bahia, Brazil. *Braz. J. Vet. Res. Anim. Sci.*, 55(4): 1-10. Doi: <https://doi.org/10.11606/issn.1678-4456.bjvras.2018.145204>
- Ceuta, L. O. & Goehs, G. (2012). Parasites of the mangrove mussel *Mytella guyanenses* (Bivalvia: Mytilidae) in Camamu Bay, Bahia, Brazil. *Braz. J. Biol.*, 72: 421-427.
- Cova, A. W. Júnior, M. S. Boehs, G. & Sousa, J. M. (2015). Parasites in the mangrove oyster *Crassostrea rhizophorae* cultivated in the estuary of the Graciosa River in Taperoá, Bahia. *Rev. Bras. Parasitol. Vet.* 24(1): 21–27. Doi: <https://doi.org/10.1590/S1984-29612015012>
- Léger, L. (1903). Sporozoaire parasite des moules et autres lamellibranches comestibles. *C. R. Acad. Sci.* 137:1003-1006.
- Lima, F. C. Abreu, M. G. & Mesquita, E. F. M. (2001). Monitoramento histopatológico de mexilhão *Perna perna* da Lagoa de Itaipu, Niterói, RJ. *Arq. Bras. Med. Vet. Zootec.*, 53: 203-206.
- Magalhães, A. Silva, W. Matos, E. & Azevedo, C. (2006). Ultrastructural morphology of *Nematopsis mytella* parasite Apicomplexa of bivalve molluscs of south of Brazil. *Rev. Cienc. Agrar.*, 46: 251-259.
- Nascimento, I. A. Smith, D. H. Kern II. F. Pereira, A. S. (1986). Pathological findings in *Crassostrea rhizophorae* from Todos os Santos Bay, Bahia, Brasil. *J. Invertebr. Pathol.*, 47: 340-349.
- Padovan, I. P. Tavares, L. A. Corral, L. Padovan, P.A. & Azevedo, C. (2003). Fine structure of the oocyst of *Nematopsis mytella* (Apicomplexa, Porosporidae) a parasite of the mussel *Mytella falcata* and of the oyster *Crassostrea rhizophorae* (Mollusca, Bivalvia) from the northeastern Atlantic coast of Brazil. *Braz J Morphol Sci.* 20(3):141–145. Doi: <https://doi.org/10.1590/S1984-29612019010>
- Pinto, T. R. & Boehs, G. (2008). *Nematopsis* sp. (Apicomplexa: Eugregarinida) in *Mytella guyanensis* (Lamarck, 1819) (Bivalvia: Mytilidae) from estuarine region of the Cachoeira river, Ilhéus, Bahia, Brazil. *Braz. J. Vet. Res. Anim. Sci.*, 45: 95-100. Doi: <https://doi.org/10.11606/issn.1678-4456.bjvras.2008.26705>
- Prytherch, H. F. (1938). Life-cycle of a sporozoan parasite of the oyster. *Science.* 88: 451-452. Doi: <https://doi.org/10.1126/science.88.2289.451>
- Prytherch, H. F. (1940). The life cycle and morphology of *Nematopsis ostrearum* sp. nov. a gregarine parasite of the mud crab and oyster. *J. Morphol.* 66: 39–65. Doi: <https://doi.org/10.1002/jmor.1050660106>
- Queiroga, F. R. Vianna, R.T. Vieira, C. B. Farias, N. D. & da Silva, P. M. (2015). Parasites infecting the cultured oyster *Crassostrea gasar* (Adanson, 1757) in Northeast Brazil. *Parasitology.* 142(6): 756–766. Doi: <https://doi.org/10.1017/S0031182014001863>
- Sabry, R. C. Gesteira, T. C. V. Boehs, G. (2007). First record of parasitism in the mangrove oyster *Crassostrea rhizophorae* (Bivalvia: Ostreidae) at Jaguaribe River estuary-Ceará, Brazil. *Braz. J. Biol.* 67 (4): 755-758.
- Sabry, R. C. Gesteira, T. C. V. Magalhães, A. R. M. Barracco, M. A. Guertler, C. Ferreira, L. P. Vianna, R. T. & da Silva, P. M. (2013). Parasitological survey of mangrove oyster, *Crassostrea rhizophorae*, in the Pacoti River Estuary, Ceará State, Brazil. *J. Invert. Pathol.* 112(1): 24–32. Doi: <https://doi.org/10.1590/S1984-29612019010>
- Sabry, R. C. & Magalhães, A. R. (2005). Parasitas em ostras de cultivo (*Crassostrea rhizophorae* e *Crassostrea gigas*) da Ponta do Sambaqui, Florianópolis, SC. *Arq Bras Med Vet Zootec.* 57: 194-203.
- Schneider, A. (1892). Signalement d'un nouveau sporozoaire. *Tabl. Zool.* 2: 209-210.
- Silva, T.J. Soares, E. C. Casal, G. Rocha, S. Santos, E. L. Nascimento, R. Oliveira E, & Azevedo, C. (2019). Ultrastructure of phagocytes and oocysts of *Nematopsis* sp. (Apicomplexa, Porosporidae) infecting *Crassostrea rhizophorae* in Northeastern Brazil. *Rev. Bras. Parasitol. Vet.*, 28(1): 97–104.

- Sprague, V. (1949). Species of *Nematopsis* in *Ostrea virginica*. *J. Parasitol.*, 35: 42.
- Sprague, V. & Orr, P. E. Jr. (1955). *Nematopsis ostrearum* and *N. prytherchi* (Eugregarinina: Porosporidae) with special reference to the host-parasite relations. *J. Parasitol.*, 41: 89–104.
- Suja, G. Kripa, V. Mohamed, K. S. Shamal, P. & Sanil, N. K. (2016). *Nematopsis* sp. (Apicomplexa: Porosporidae) infection in *Crassostrea madrasensis* and its associated histopathology. *J. Mar. Biol. Assoc. India*. 58(1): 29–33. AP.15.011.2736
- Tuntiwaranuruk, C. Chalermwat, K. Upatham, E.S. Kruatrachue, M. & Azevedo, C. (2004). Investigation of *Nematopsis* spp. oocysts in 7 species of bivalves from Chonburi Province, Gulf of Thailand. *Dis. Aquat. Org.*, 58: 47-53.
- Zeidan, G. C. Luz, M. A. S. & Boehs. G. (2012). Parasites of economically important bivalves from the southern coast of Bahia State, Brazil. *Rev. Bras. Parasitol. Vet.*, 21 (4): 391-193.