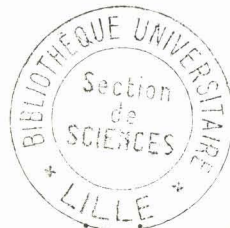


THESE DE TROISIEME CYCLE

(Biologie Animale)

Gérard DEVAUCHELLE

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DU DÉVELOPPEMENT
DE QUELQUES GRÉGARINES TRICYSTIDÉES



Commission d'examen

Président : M. M. DURCHON

Examineurs : MM. E. VIVIER

R. JOLY

JANVIER 1968

Je tiens à exprimer ma profonde et respectueuse reconnaissance à Monsieur le Professeur M.DURCHON qui a accepté de présider ce jury; il m'a, en outre, ouvert les portes de l'Institut de Zoologie où ont été effectuées les observations en microscopie électronique.

Le sujet de ce travail m'a été proposé par Monsieur le Professeur E.VIVIER. C'est dans le laboratoire où il a bien voulu m'accueillir que j'ai pu m'initier à l'étude des Sporozoaires. Qu'il en soit très vivement remercié ici.

Je remercie également Monsieur le Professeur R.JOLY qui s'est toujours intéressé à mon travail et a bien voulu faire partie de ce jury.

Je tiens enfin à remercier tous mes camarades du Laboratoire de Biologie animale auxquels je suis redevable de l'atmosphère amicale qui a grandement facilité ma tâche.

INTRODUCTION

MATERIEL

CHAPITRE I

Aspects biométriques

METHODOLOGIE : La biométrie

A- <u>L'établissement des mesures</u>	7
B- <u>Les histogrammes de fréquence</u>	9
C- <u>Les courbes de croissance</u>	10

RESULTATS

I <u>Etude des populations</u>	15
II <u>Etude de la croissance relative</u>	18
A- <u>La croissance des Grégarines du T.molitor</u>	18
1) La croissance relative chez <u>G.steini</u>	18
2) " " " <u>G.cuneata</u>	19
3) " " " <u>S.ovalis</u>	20
4) " " " <u>G.polymorpha</u>	20
5) " " des individus en syzygie	22
B- <u>Caractères de la croissance des Grégarines du T.molitor</u>	24
1) Relation d'allométrie et espèce	24
a- Cas de <u>G.polymorpha</u>	

b- Cas de <u>G.steini</u>	
c- Cas de <u>G.cuneata</u>	
d- Cas des syzygies de <u>G.polymorpha</u>	
2) Courbes de croissance et populations	26
3) Les points critiques	30
C- <u>La croissance relative chez L.tinei</u>	31
D- <u>La croissance relative chez G.garnhami</u>	33
III <u>Caractères généraux de la croissance relative de quelques Grégarines Tricystidées</u>	34
IV <u>Le problème des Syzygies chez G.polymorpha</u>	36
A- Histogramme d'une population de Grégarines en syzygie	
B- Relations histogrammes-courbes de croissance	
C- Individus postérieurs = f (Individus antérieurs)	
D- Conclusions relatives à la syzygie chez <u>G.polymorpha</u>	
CONCLUSION	39

CHAPITRE II

Aspects ultrastructuraux

TECHNIQUES	40
RESULTATS	41
A- <u>Etude ultrastructurale du développement des Gregarinidae du T.molitor</u>	42
- <u>Stade 1</u>	42
a) La membrane externe	
b) Le cytoplasme	
c) Le noyau	
d) La cellule hôte	

- <u>Stade 2</u>	44
a) La membrane externe	
b) Le cytoplasme	
c) Le noyau	
d) La cellule hôte	
- <u>Stade 3</u>	46
a) La membrane externe	
b) Le septum	
c) Le cytoplasme	
d) Le noyau	
e) La cellule hôte	
- <u>Stade 4</u>	48
a) Les épinérites :	
- l'épinérite chez <u>G.steini</u>	
- " " <u>G.polymorpha</u>	
- " " <u>G.cuneata</u>	
b) Les protomérites	
c) Les deutomérites	
d) Le noyau	
- <u>Stade 5</u>	54
- <u>Stade 6</u>	56
a) La syzygie normale	
b) La syzygie multiple	
B- <u>Caractères particuliers du développement</u> <u>des Gregarinidae</u>	59
1) La phase initiale	59
2) La membrane de la cellule hôte	61
3) L'épinérite	62

4) Le corps de la Grégarine	66
a) L'épicyte	
b) Le proto-deutomérite	
5) Le protomérite	69
6) Le deutomérite	71
7) Le noyau	71
a) L'enveloppe nucléaire	
b) Le nucléoplasme	
8) La syzygie normale chez <u>G.polynorpha</u>	72
a) La transformation protonéritique	
b) Les sphérules	
9) Le cas des syzygies multiples	76
CONCLUSION	79

CHAPITRE III

Aspects cytochimiques et expérimentaux

A- <u>Remarques sur l'ultrastructure et l'alimentation</u>	82
B- <u>Les formes de "stockage" : paraglycogène et mucopolysaccharides</u>	84
C- <u>Relations "granules denses" et matériel métachromatique</u>	87
D- <u>Relations "granules denses" et alimentation épicytaire</u>	87
a) Localisation du Rouge neutre en "phase liquide"	
b) Méthode du Rouge neutre et de l'albumine de l'oeuf	
E- <u>Relations "granules denses" et paraglycogène</u>	90
F- <u>Cas d'autres Grégarines</u>	90
a) <u>L.tinei</u>	
b) <u>E.hispida</u>	
G- <u>Alimentation et produits de réserve</u>	92

CONCLUSION GENERALE

94

VUE D'ENSEMBLE ET PERSPECTIVES

96

BIBLIOGRAPHIE

ANNEXE

INTRODUCTION -

Les Grégarines sont connues depuis longtemps déjà. Dès 1828, DUFOUR dans une note signale leur existence dans l'intestin de différents insectes. En 1866 HAECKEL parle le premier de Gregonae et vingt ans plus tard LANKESTER de Gregarinidae. C'est seulement LEGER en 1892, qui introduit le terme de Eugregarinidae et le définit comme groupe de "Grégarines ne subissant pas de schizogonie et dont la reproduction est assurée par une gamogonie".

Dans ce groupe des Eugregarinidae, groupe renfermant toutes les Grégarines Tricystidées, composées de trois segments, de très nombreux genres ont été créés, mais peu d'auteurs se sont attachés à en étudier la biologie ; certains aspects ont été envisagés comme :

- La locomotion, par exemple, avec les travaux déjà anciens de SCHEWIAKOFF, ROSKIN et LEVINSON, FOWLER, CRAWLEY, SOKOLOFF, DEMBOSKI puis PHILLIPS & MAKINNON, ainsi que ceux plus récents de KÜMMEL & surtout VIVIER et SCHREVEL.

- La reproduction sexuée et les phénomènes qui se déroulent dans le kyste avec les travaux de : SIEDLECKI, LEGER & DUBOSCQ, BRAZIL puis SCHELLACK, NAVILLE, TREGOUBOFF, SPRAGUE et plus récemment GRELL.

Par contre l'étude du développement des parasites, n'a été que peu envisagée, la plupart des auteurs se contentant de ne donner qu'un simple schéma du gamonte.

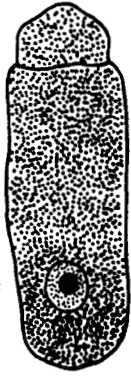
L'apport de la microscopie électronique est également minime. Les premiers travaux de KÜMMEL, KLUG, BEAMS et ANDERSON, GRASSE & THEODORIDES, LACY et MILES ont permis d'élaborer des hypothèses nouvelles en ce qui concerne la morphologie et la physiologie de ces protozoaires,

mais il faut surtout attendre les récentes publications de VIVIER, SCHREVEL, DESPORTES, BEAMS et Coll. REGER, MAC GREGOR & THOMASSON, pour confirmer et établir certains points nouveaux de la biologie de ces Grégarines. Il n'en reste pas moins que de très nombreuses lacunes sont encore à combler pour arriver à comprendre la vie de ces parasites.

Nous nous sommes personnellement attachés à étudier le développement et la croissance de quelques unes de ces Grégarines Tricystidées au moyen de différentes techniques. En effet, comme le note TEISSIER : "la croissance d'un animal se divise naturellement en étapes distinctes. Pendant chacune de ces étapes les divers organes et les divers constituants biochimiques croissent l'un par rapport à l'autre en suivant des relations d'allométrie simple, la composition chimique, la structure, et la forme variant de façon continue. Les étapes successives sont séparées l'une de l'autre par des stades critiques de durée assez brève, où,, les règles qui présidaient jusque là à la croissance changent brusquement".

C'est, dans un premier temps, à la recherche de ces relations d'allométrie que nous nous sommes attachés, puis à l'ultrastructure de ces Grégarines, et enfin à l'étude de certains composants cytochimiques.

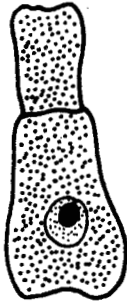
Les résultats fournis par ces trois méthodes permettent, non pas de comprendre les processus physiologiques, mais plutôt d'entrevoir certaines hypothèses permettant d'expliquer ces phénomènes.



G. polymorpha



G. Steini



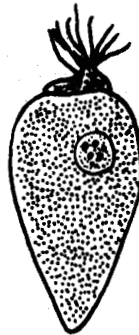
G. cuneata



St. ovalis



L. tinei



E. hispida



Fig.1 Schéma des 6 espèces de Grégarines que nous avons étudiées.
L'épimérite n'a été représenté que chez L.tinei et E.hispida

MATERIEL -

Les espèces que nous avons étudiées appartiennent toutes aux Grégarines Tricystidées (Fig 1). Au cours de leur développement, on voit se former trois segments caractéristiques : l'épinérite, le protonérite et le deutomérite.

Nous avons tout d'abord :

- Gregarina polymorpha - (Hammerschmidt)
- Gregarina cuneata - (Stein)
- Gregarina steini - (Berndt)
- Steinina ovalis-(Léger-Dubosq)

Ces quatre premières espèces sont parasites de Tenebrio molitor (Linné). Nous en redonnerons ici une diagnose succincte empruntée à WATSON-KAMM.

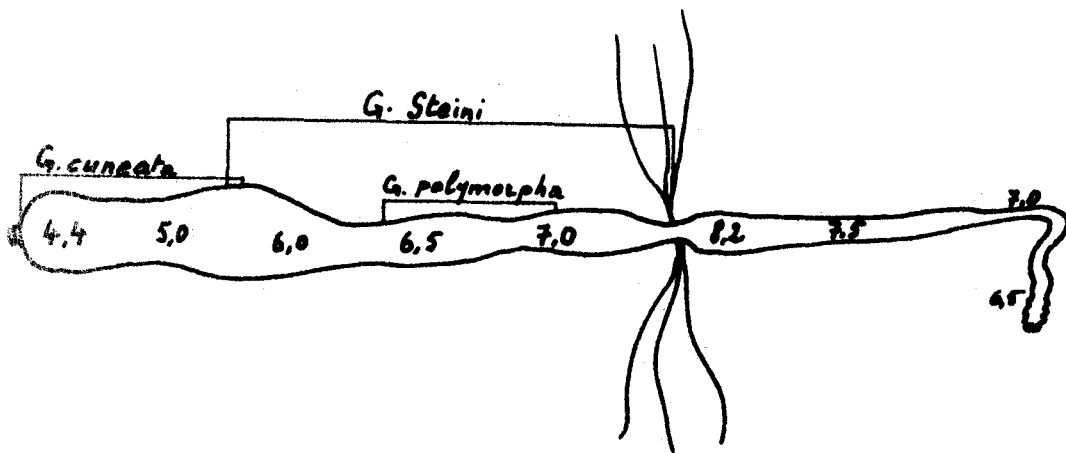
G. polymorpha (H) : présente un gamonte allongé et cylindrique avec un deutomérite arrondi à la partie postérieure et un protonérite en forme de dôme presque aussi haut que large.

G. cuneata (St) : Protonérite allongé et cylindrique à la base, dilaté à la partie supérieure ; il est séparé par un septum du deutomérite ; celui-ci est également renflé à son extrémité postérieure.

G. steini (B) : Protonérite hémisphérique, séparé par un septum du deutomérite. Ce dernier s'élargit à la partie antérieure puis devient plus ou moins conique. Son extrémité postérieure est arrondie.

Steinina ovalis (L. et D.) : Protonérite en forme de dôme sans septum visible. Le deutomérite est ovoïde, presque aussi large que long, arrondi à son extrémité.

Les trois Gregarinidae parasites du Tenebrio molitor, présentent toutes trois les caractères typiques du genre : "Trophozoïte



BUS
11111

Fig.2 Répartition des 3 espèces de Gregarinidae du T.molitor, en fonction du pH intestinal. Les parasites ne se trouvent que dans l'intestin moyen. (d'après Göhre, in Grassé)

à épimérite toujours frontale, à développement extracellulaire. Syzygie caudo-frontale, le plus souvent précoce, voire très précoce. Anisogamie moyennement accusée. Gamétokystes pourvues de sporoductes ; sporocystes nettement doliformes ou cylindriques" (GRASSE 1953).

Par contre Steinina ovalis, qui est une Actinocephalidae, présente un épimérite symétrique par rapport au grand axe du corps. La syzygie est fronto-caudale. Les gamétokystes sont déhiscents par simple rupture. Les sporocystes biconiques, simples ou épineux.

Ces quatre espèces ont été passablement étudiées, le Tenebrio molitor étant presque toujours parasité par plusieurs d'entre elles, et son élevage ne présentant aucune difficulté.

On connaît déjà les premières étapes de leur développement depuis les études de LEGER et DUBOSCO, et les images fournies par ces auteurs sont très précises : seules les limites de visibilité de la microscopie photonique les ont empêchés de saisir certaines transformations chez les très jeunes stades.

GÖHRE, en 1943, s'est attaché à l'étude de la physiologie de ces parasites : répartition à l'intérieur de l'hôte, et nutrition. Cet auteur a pu ainsi démontrer l'existence d'une zone d'absorption limitée au protomérite mais qui, pendant la croissance de l'hôte, peut s'étendre au deutomérite. C'est à lui également que l'on doit le schéma de la répartition des trois Gregarinidae vivant dans l'intestin, et cela en fonction du pH (Fig 2).

Parmi les auteurs qui ont également étudié ces parasites, signalons DANIELS qui par centrifugation, en a étudié quelques composants chimiques. KUCIAS & STARZYCKA qui ont mis en évidence une différence concernant le point isoélectrique des deux individus des couples

en syzygie. BERNDT (1902) PFEFFER (1910) et MÜHL (1921) qui ont abordé les problèmes de morphologie et surtout les problèmes sexuels.

Enfin il faut signaler la note de NELSON & SMITH sur les caractères particuliers de certaines syzygies et celle de KLUG qui, le premier, a fourni quelques images en microscopie électronique d'une de ces espèces.

A coté de l'étude des parasites du Tenebrio molitor, nous avons examiné 2 autres Grégarines présentant quelques particularités. Celles-ci ne nous ont d'ailleurs servi qu'à envisager ou à vérifier certaines hypothèses.

Tout d'abord Leidyana tinei (Keillin); qui vit dans l'intestin des larves du Lépidoptère Ephestia kühniella. Le genre Leidyana, qui fait partie de la famille des Gregarinidae, se sépare du genre Gregarina par le fait que sa syzygie est tardive et ses sporocystes cylindriques. Il présente en outre la particularité de conserver pendant très longtemps son épimérite.

Enfin, nous avons également étudié Echinomera hispida (Schneider), Grégarine Dactylophoridae, parasite de Lithobius forficatus L. . Cette espèce présente un épimérite en cône à sommet excentrique portant 8 "rhizoïdes" courts et digitiformes.

Cette espèce vit accrochée à l'intestin pendant très longtemps. Une fois libérée dans la lumière intestinale, elle termine très rapidement sa croissance et vient s'enkyster immédiatement.

Parmi ces différentes espèces, c'est surtout celles parasites du Tenebrio molitor qui nous intéresseront et plus particulièrement les Gregarinidae : ce genre étant souvent considéré comme représentatif des Eugregarines Tricystidées.

Pour aborder les problèmes concernant quelques uns des aspects de la biologie de ces sporozoaires, nous avons envisagé cette étude sous trois angles différents. Nous envisagerons chacune des méthodes utilisées dans ces domaines d'un point de vue théorique tout d'abord, nous verrons lors de l'analyse des résultats l'intérêt et les particularités de chacune d'entre elles.

CHAPITRE I.-

- Aspects biométriques.

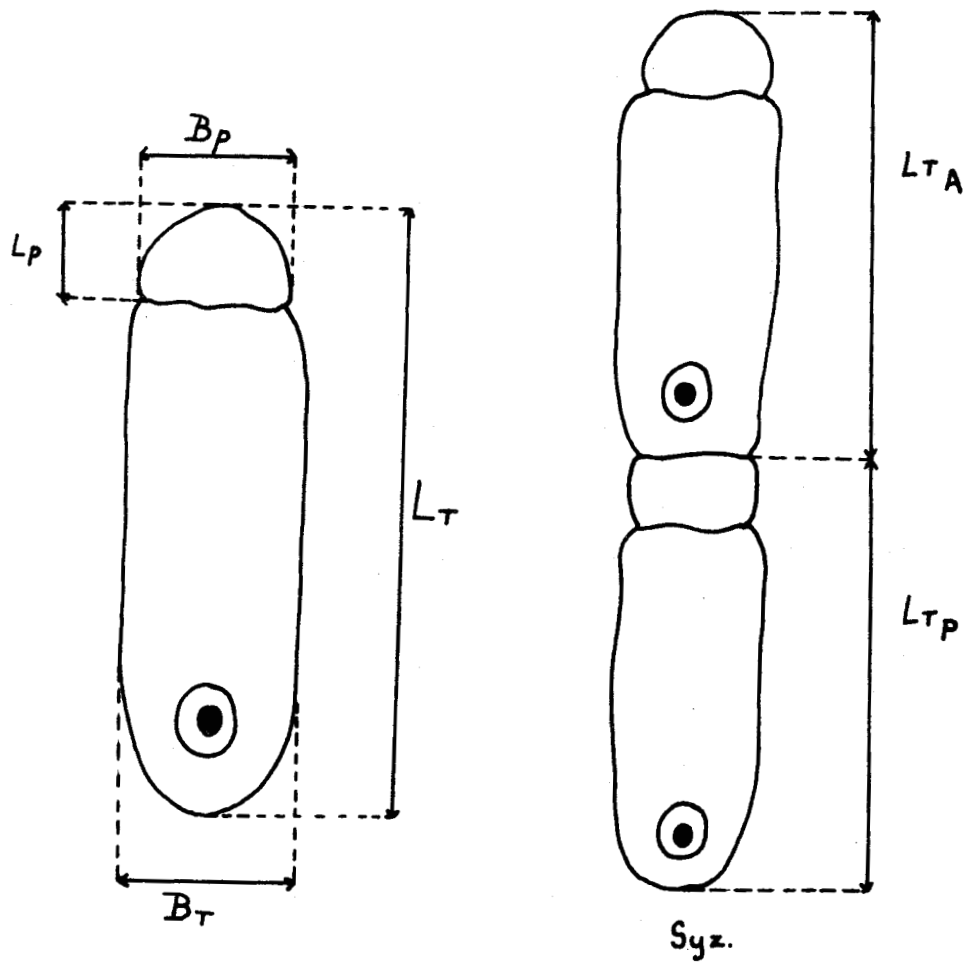


Fig.3 Différents paramètres étudiés chez les Grégarines libres et chez les individus en syzygie.

METHODOLOGIE -- La Biométrie -

Parmi les nombreuses méthodes statistiques permettant d'étudier les variations affectant les populations et les individus qui les composent, nous en retiendrons ici deux principalement :

- l'étude des histogrammes de ces populations
- l'étude de la croissance relative des parasites.

Cependant l'utilisation de ces deux méthodes demande certaines précautions que nous exposerons tout d'abord.

A)- L'établissement des mesures -

Les mesures que nous avons effectuées concernent les Grégarines du "ver de farine" et de la "mite de la farine". Ces mesures sont effectuées soit sur le vivant soit sur frottis.

Les animaux sont tout d'abord tués au chloroforme, puis l'intestin est isolé. Celui-ci est alors ouvert sur toute sa longueur et son contenu placé dans une goutte de solution physiologique (Ringer à 24°) sur une lame microscopique.

Il faut prendre soin d'ouvrir tout l'intestin moyen, de manière à récupérer les différentes espèces parasites : en effet les différentes espèces se répartissent suivant le pH intestinal (cf Fig 2). L'étude des populations de parasites, lorsque l'on prélève différents morceaux de l'intestin vient confirmer cette répartition.

Il est alors possible d'effectuer les mesures à l'aide d'un micromètre oculaire préalablement étalonné.

Sur chaque protozoaire étudié nous avons utilisé 4 paramètres pour les observations vitales (Fig 3) : la longueur totale du

parasite (Lt) la largeur maximale du deutomérite (Bt), la longueur du protomérite (Lp), et la largeur du protomérite (Bp). Nous n'avons pu mesurer le diamètre du noyau que sur les frottis : sur le vivant celui-ci est masqué par de nombreuses inclusions de paraglycogène en particulier. Par contre chez Leidyana tinei nous avons pu mesurer en plus : le diamètre nucléaire ($\emptyset N$) et l'épimérite (Epi.).

Pour les syzygies (S) nous avons repris les mêmes paramètres en précisant s'il s'agissait du gamonte antérieur (A) ou du gamonte postérieur (P).

L'établissement de ces mesures doit faire l'objet de précautions particulières. En effet si l'on veut étudier toute une population de parasites, il est nécessaire d'effectuer un échantillonnage le nombre de Grégarines pouvant être très grand chez un seul hôte. Pour un "observateur averti", il est parfois tentant de négliger certaines formes rencontrées fréquemment et de rechercher plus particulièrement certaines autres plus rares : les mesures ainsi obtenues ne peuvent pas constituer un échantillon valable. Il est alors important d'adopter une "méthode standard". Deux solutions pratiques s'offrent alors : l'aide d'un "observateur travaillant à l'aveugle" (♣) ou plus simplement une technique de mesure adéquate : celle-ci pouvant consister à mesurer toutes les Grégarines rencontrées dans le champ du microscope lorsque l'on déplace la préparation microscopique suivant une des directions du vernier. L'utilisation simultanée de ces deux méthodes permet d'obtenir des séries de mesure formant un échantillon non biaisé. Une fois celui-ci constitué, il est alors possible de l'analyser. Dans un premier temps il faut dresser les polygones de fréquence des

♣ Nous tenons à remercier ici Daniel VINCKIER, pour l'aide précieuse qu'il nous a apportée dans l'établissement des mesures.

populations dont on tirera l'allure caractéristique et la forme de la distribution, et ensuite en étudier les différents composants s'il y a lieu. Dans un second temps nous rechercherons les relations d'allométrie liant chaque paramètre.

B)- Les histogrammes de fréquence -

L'histogramme des populations de Grégarine présente des paramètres homogènes : variance faible, kurtosis souvent élevé, coefficient de dissymétrie à peu près nul.

Pourtant dans certains cas il n'en est pas de même : la courbe présente alors une allure de courbe "log-normale" sans toujours différer significativement d'une distribution normale : il ne semble pas que la simple "variabilité" du matériel biologique puisse expliquer simplement ce type de distribution ; au contraire ce type d'histogramme s'explique plus simplement par le fait que la croissance des individus est du type exponentielle pendant une grande partie au moins du développement : il apparaît évident alors que l'on rencontrera des individus de grande taille en petite quantité et d'autres de petite taille en plus grand nombre. Bien que les courbes ne puissent pas être considérées comme polymodales, il est toutefois intéressant d'essayer d'"isoler" des sous populations composantes. La valeur de la moyenne de ces sous populations est un paramètre intéressant.

Cependant cet aspect présente de nombreuses difficultés pratiques.

En effet les calculs statistiques permettant d'étudier les "sous populations" à partir d'histogrammes polymodaux sont longs et souvent fastidieux.

Le principe en est le suivant : si on fait subir à une

courbe normale, courbe de Gauss, une transformation semi logarithmique, l'équation théorique se résoud à l'équation représentative d'une parabole. Il est bien sûr plus simple de calculer l'équation de paraboles plutôt que celle de ces courbes normales. Pourtant les solutions proposées (TANAKA 1962) nécessitent un travail préliminaire assez délicat nous avons donc été amenés dans de telles études à rechercher une solution plus simple. Deux principes, que nous exposerons en annexe nous ont servi :

- la méthode des moindres carrés
- le principe d'équivalence des aires.

La première de ces méthodes donne peut-être un résultat plus "équilibré", la seconde apparaît par contre comme beaucoup plus simple.

Les sous populations mises en évidence par ces méthodes correspondent alors :

- soit à des groupes d'individus d'espèces différentes
- soit à des groupes d'individus d'une même espèce mais à des stades de croissance différents.

C)- Les courbes de croissance -

Comme nous l'avons rapporté précédemment, pendant chacune des étapes de la croissance d'un animal, les différentes parties d'un organisme croissent les unes par rapport aux autres suivant les relations d'allométrie simple. Dans le but d'étudier ces relations, nous avons envisagé l'étude statistique de cette croissance chez les Grégarines en utilisant les paramètres définis précédemment (cf. Fig 3). Conformément à la terminologie adoptée par HUXLEY & TEISSIER, la "relation d'allométrie" s'écrit $y = b \times x^\alpha$ où y représente la dimension d'un organe, x la dimension du corps entier, b et α sont deux constantes.

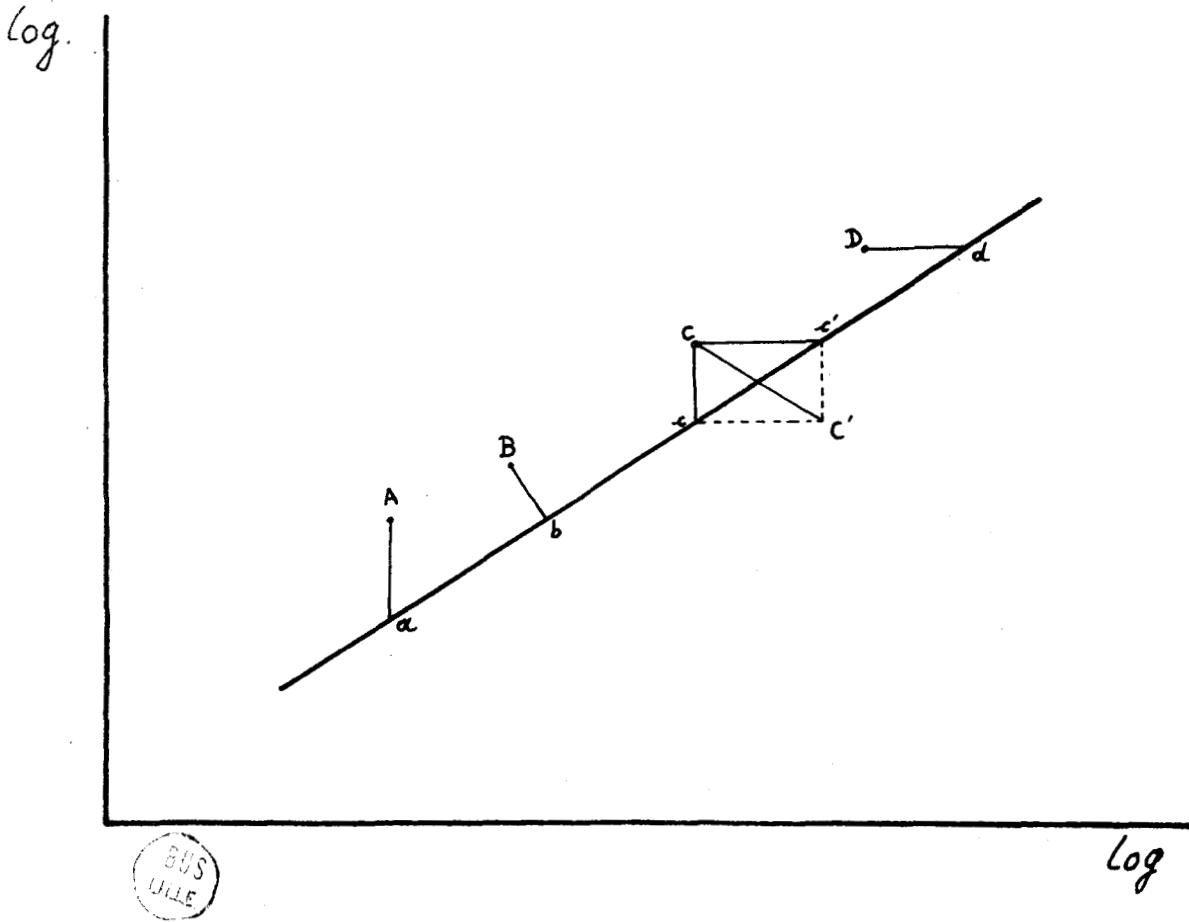


Fig. 4 Représentation graphique des différentes méthodes permettant de trouver l'équation des droites représentatives d'un nuage de points:

Régression de Y en X	distance Aa
Régression de X en Y	distance Dd
Axe majeur	distance Bb
Axe majeur réduit	triangle Ccc'

Des deux paramètres, α et b , qui définissent la relation d'allométrie, le plus important est α : c'est la pente de la droite figurative du phénomène ; elle est appelée constante actuelle d'équilibre. b a la même signification que l'indice utilisé par les anthropologistes : c'est l'indice origine (Imbrie).

En coordonnées logarithmiques la courbe puissance devient une droite de pente α .

$$\log y = \log b + \alpha \log x$$

où, en posant $Y = \log y$ $B = \log b$ $X = \log x$.

$$\text{soit } Y = B + \alpha X$$

Les points représentatifs des couples X et Y forment un nuage allongé auquel on ajuste "au mieux" une droite de pente α .

On peut calculer statistiquement cette droite.

Plusieurs méthodes ont été préconisées (Fig 4).

a) Régression de Y en X : Cette droite de "Régression" est définie comme la droite qui rend minimum la somme des carrés des écarts à cette droite : écarts mesurés perpendiculairement à l'axe des x (Aa) (on dira que X est la variable indépendante et Y la variable dépendante).

b) Régression de X en Y : C'est la droite qui rend minimum la somme des carrés des écarts à cette droite : écarts mesurés perpendiculairement à l'axe des y (Dd) (Y est la variable indépendante, X est la variable dépendante).

c) Méthode de l'axe majeur : ("major axis") c'est la droite qui rend minimum la somme des carrés des distances de chaque point à la droite. Cette distance étant égale à la perpendiculaire mesurée du point à la droite (Bb).

d) Méthode de l'axe majeur réduit : (Reduced major axis` = "droite d'allométrie"). C'est une droite qui rend minimum la somme des produits des écarts de Y pour X constant et de X pour Y constant : ce qui revient à rendre minimum la somme des aires des triangles rectangles ayant pour hypoténuse commune la droite cherchée, deux côtés parallèles aux axes et leur sommet aux points figuratifs.

Chacune de ces quatre méthodes reste entièrement valable compte tenu du problème envisagé. C'est ainsi, qu'OGER, HENNERE et VIVIER dans leur étude sur la croissance du noyau et du caryosome chez une Coccidie ont employé la méthode de Régression.

Par contre TEISSIER, sur Maïa squinado et CHARNIAUX-COTTON sur Orchestia gamarella ont préféré la méthode de la droite d'allométrie

Dans cette étude nous avons utilisé les deux méthodes mais la première de celles-ci, méthode de régression, nous a paru répondre mieux au problème : une des variables, la longueur du parasite, pouvant être considérée comme une variable indépendante et l'autre, paramètre étudié, comme variable dépendante.

D'un point de vue méthodologique, il faut calculer les paramètres x , pente de la droite, et B, indice origine, en fonction des couples de valeurs (x,y) de chacun des points.

Dans l'emploi de la régression, le principe est le suivant : une des deux variables est prise comme référence : variable indépendante. La croissance de chacun des paramètres est calculée en fonction de la croissance de la longueur totale, supposée elle constante et régulière.

Dans la méthode de l'axe majeur réduit, les deux variables sont considérées comme indépendantes l'une de l'autre : elles varient

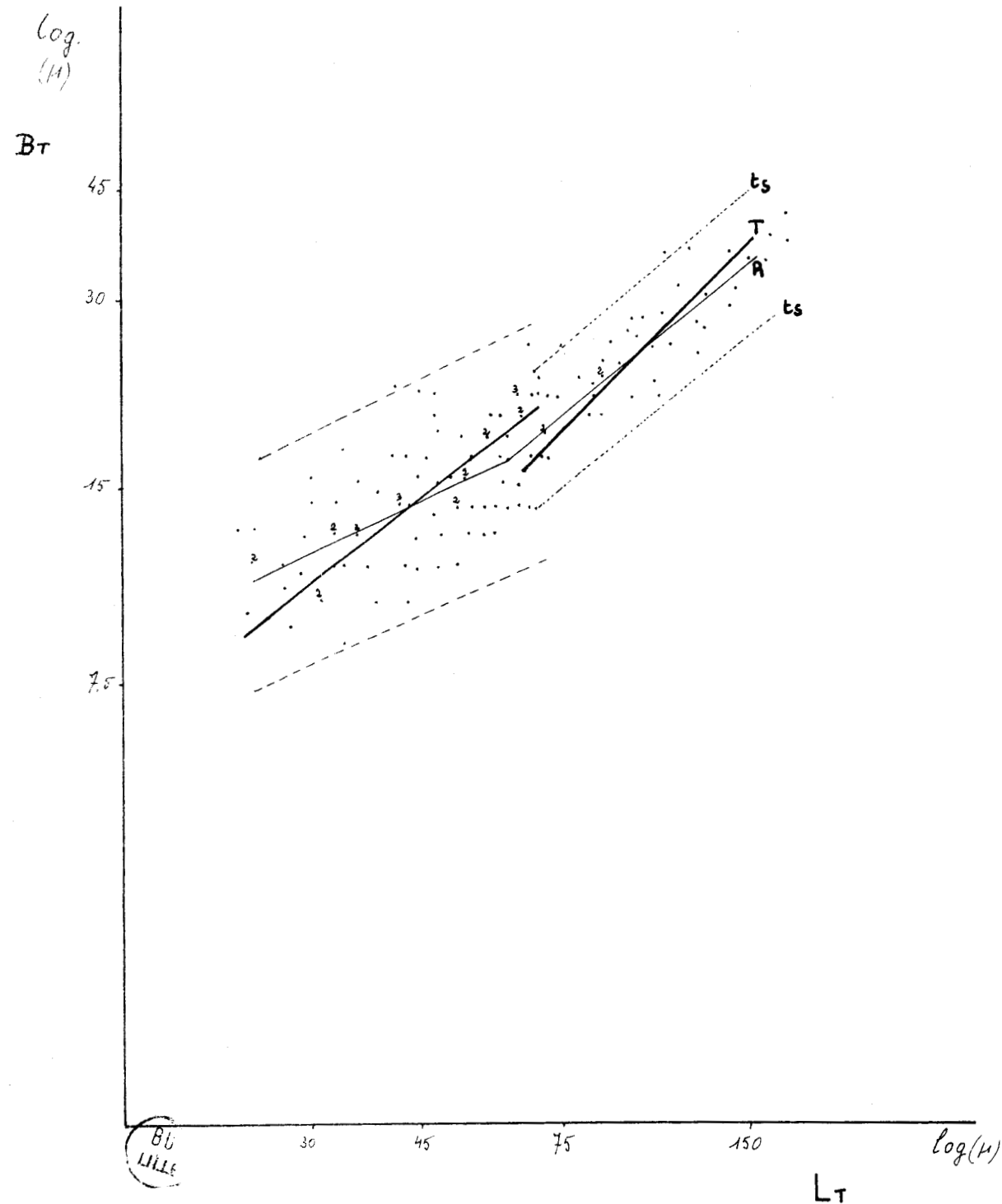


Fig.5 Exemple d'étude de croissance relative $B_T=f(L_T)$. Les points ont été représentés sur ce graphique, ainsi que:

- R: droites de régression
- T: droites "axe majeur réduit"
- t_s : droites " 95 %"

chacune de leur côté ; et l'on représentera la croissance d'un élément en fonction de la croissance d'un autre.

Graphiquement ces deux méthodes appliquées à une même série de mesures se traduisent par deux courbes légèrement différentes.

Nous prendrons un exemple de croissance relative : la croissance de la largeur totale en fonction de la longueur totale dans une population de Grégarines (Fig 5). Nous avons représenté ici l'ensemble des points en coordonnées logarithmiques avec les droites de régression de Y en X (R), et les droites d'allométrie (T). Deux droites (R) et deux droites (T) ont été construites de part et d'autre de la valeur $LT = 55 \mu$. En outre nous avons représenté les droites limites entre lesquelles, pour une valeur de X donné, nous avons 95 chances sur 100 d'avoir la valeur Y correspondante : ces droites sont représentatives de la variabilité des mesures autour de la valeur moyenne représentée par la droite.

Le fait qu'il existe un "point critique" dans la droite de **croissance** est courant dans le cas des Grégarines, nous l'envisagerons par la suite.

Le calcul des différents paramètres pour chaque droite donne des résultats différents pour R et T. Nous considérons les valeurs du coefficient α pour chaque droite :

$$\begin{array}{llll} \text{pour (R)} & \alpha_1 & = & 0,473 & \text{puis} & \alpha_2 & = & 0,839 \\ \text{pour (T)} & \alpha_1 & = & 0,803 & \text{puis} & \alpha_2 & = & 1,03 \end{array}$$

Or l'interprétation de ces valeurs apparaît différente suivant qu'il s'agit de l'une des deux méthodes de calcul.

Dans le cas de la Régression (R) les deux droites tracées présentent une "allométrie minorante" : la largeur totale croît moins

vite que la longueur totale. Dans la seconde période la croissance est cependant plus rapide que dans la première.

Dans le cas de la droite d'allométrie α_1 présente également une allométrie minorante tandis que α_2 est en isométrie : la croissance de la largeur totale est aussi rapide que celle de la longueur totale.

Les deux méthodes donnent donc des résultats différents, cependant elles permettent de tirer un certain nombre de conclusions identiques.

- la vitesse de croissance est supérieure dans la deuxième période.
- Il existe une rupture dans la croissance du paramètre envisagé : rupture qui sera un point d'inflexion (R) ou une discontinuité (T).

Les différences observées proviennent du mode de représentation le coefficient angulaire dans le cas d'une régression étant toujours plus faible que dans l'autre méthode. On pourra également remarquer que dans le cas étudié les droites $y \pm ts$ (95 %) sont plus éloignées de la courbe représentative R, avant 55 μ qu'après cette valeur : les individus pour une longueur totale donnée présentent une plus grande variabilité de taille lorsqu'ils sont petits.

Ainsi donc quelque soit la méthode de représentation les conclusions que l'on peut tirer apparaissent, pour certaines, comme identiques. L'emploi de la régression nous paraît donc valable si l'on considère le fait que les deux variables ne sont pas entièrement indépendantes.

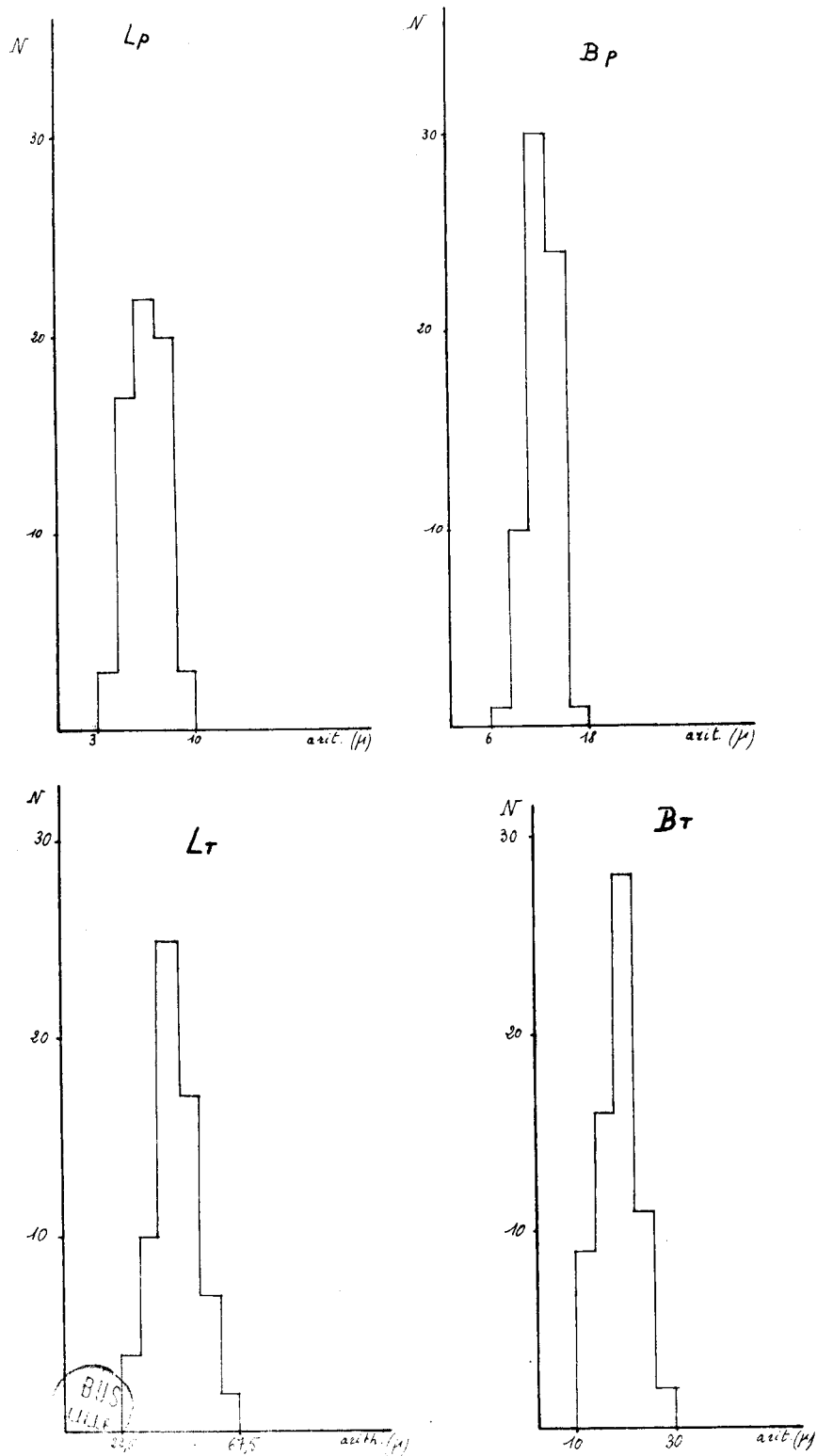


Fig.6 Histogrammes de fréquence d'une population normale de Grégarines. Les courbes ont été établies pour les quatre paramètres: L_T , B_T , L_p et B_p .

On remarquera surtout l'allure des distributions.

RESULTATS -

L'étude du développement des Grégarines a été tout d'abord envisagé d'un point de vue statistique. Dans un premier temps les échantillons soumis aux mesures ont été analysés à l'aide des histogrammes de fréquence.

I.- Etude des populations -

Sur 15 échantillons mesurés chez le Tenebrio molitor, soit 2500 parasites environ, 5 présentent des histogrammes très caractéristiques (Fig 6) : les courbes obtenues sont unimodales, avec un mode très net, sensiblement égal à la moyenne et une variance faible. Dans l'exemple que nous avons représenté ici, et qui correspond à une population de Gregarina steini il faut remarquer que la longueur totale est comprise entre 22,5 et 67,5 : ce qui correspond à une population de jeunes individus. Dans les 4 autres échantillons, correspondant également à des populations d'individus jeunes, l'histogramme présente toujours ces mêmes particularités ; bien sûr la variabilité propre à chaque individu, et pour chaque échantillon, peut faire varier l'allure des courbes, mais de façon très discrète le plus souvent.

Dans les autres cas étudiés, les histogrammes ne présentent plus cette homogénéité ; c'est pourquoi nous avons essayé d'appliquer les méthodes d'analyse de population. Il faut cependant remarquer que les courbes de fréquence ne diffèrent pas toujours de façon significative de la courbe théorique (courbe de Gauss). Mais lorsque pour l'un des paramètres le test est significatif, ce qui revient à dire que la population ne peut pas être considérée comme unimodale. Il faut cependant indiquer que deux types d'erreurs sont possibles dans ces conclusions :

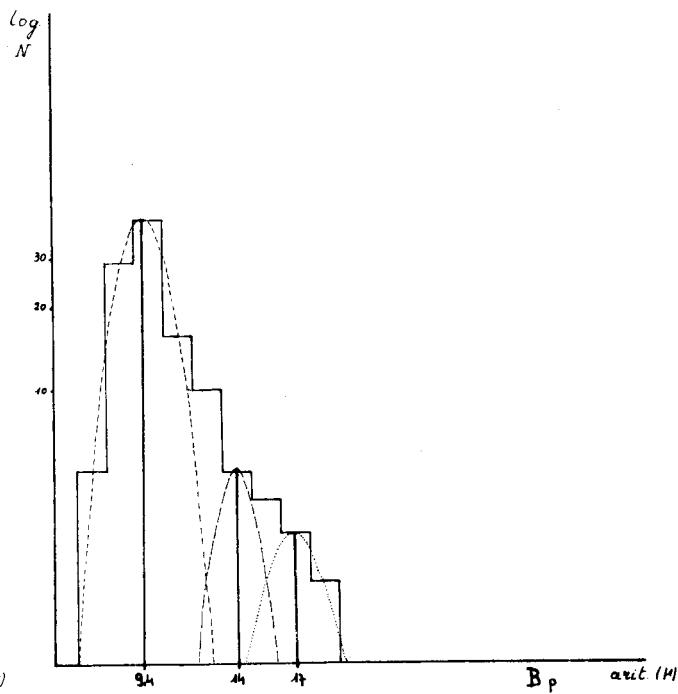
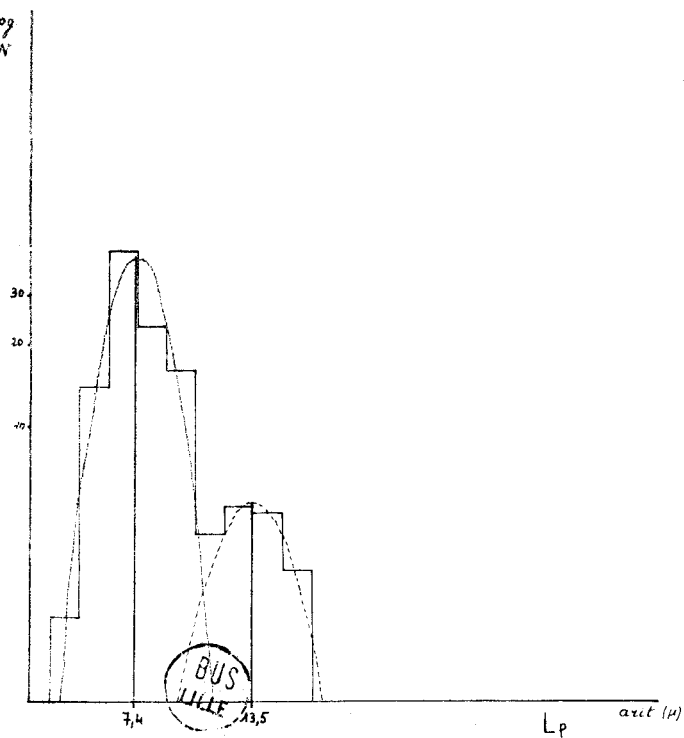
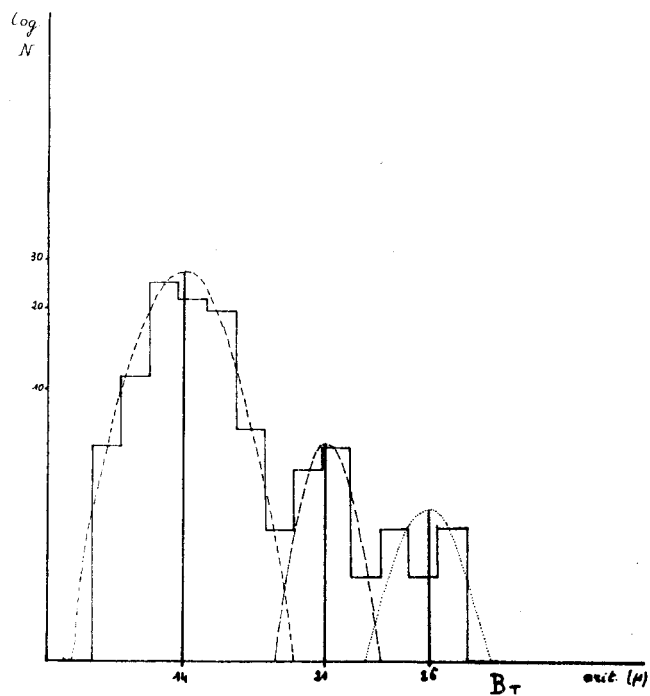
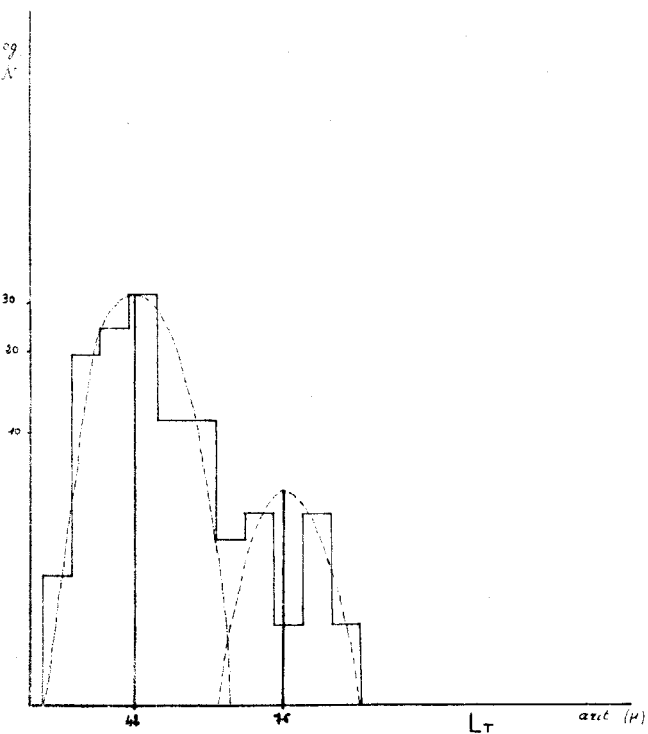


Fig.7 Mise en évidence de sous-populations à partir des courbes de fréquence d'un échantillon de parasites.

Les coordonnées sont logarithmiques pour les ordonnées arithmétiques pour les abscisses.

(Explications dans le texte)

- soit une erreur de 2ème espèce (conclure à une différence qui n'existe pas).

- soit une erreur de 1ère espèce (ne pas pouvoir conclure alors que les deux populations sont différentes).

Nous envisagerons deux exemples où les courbes ont été ainsi analysées.

Dans un premier, après avoir transposé la courbe de fréquence de chaque paramètre en coordonnées semi logarithmiques (Fig 7), nous avons pu mettre en évidence un certain nombre de sous populations par la méthode d'équivalence des aires : ce nombre étant variable suivant le paramètre envisagé.

- Pour la longueur totale il apparaît 2 sous populations dont les moyennes (=axe de symétrie de la parabole) se trouvent respectivement à 42μ et 76μ .

- Pour la largeur totale : 3 sous populations : 14μ , 21μ et 26μ .

- Longueur du protomérite : 2 sous populations : $7,4 \mu$ et $13,5 \mu$.

- Largeur du protomérite : $9,4 \mu$, 14μ et 17μ .

Chacune de ces sous populations représentant un certain pourcentage de la population globale.

Dans un second exemple, après avoir fait subir aux histogrammes les mêmes transformations ; il est apparu (Fig 8).

- pour la longueur totale : 3 sous populations $46,5 \mu$, 81μ et 100μ .

- pour la largeur totale : 3 sous populations $10,8 \mu$, $16,2 \mu$ et $28,5 \mu$.

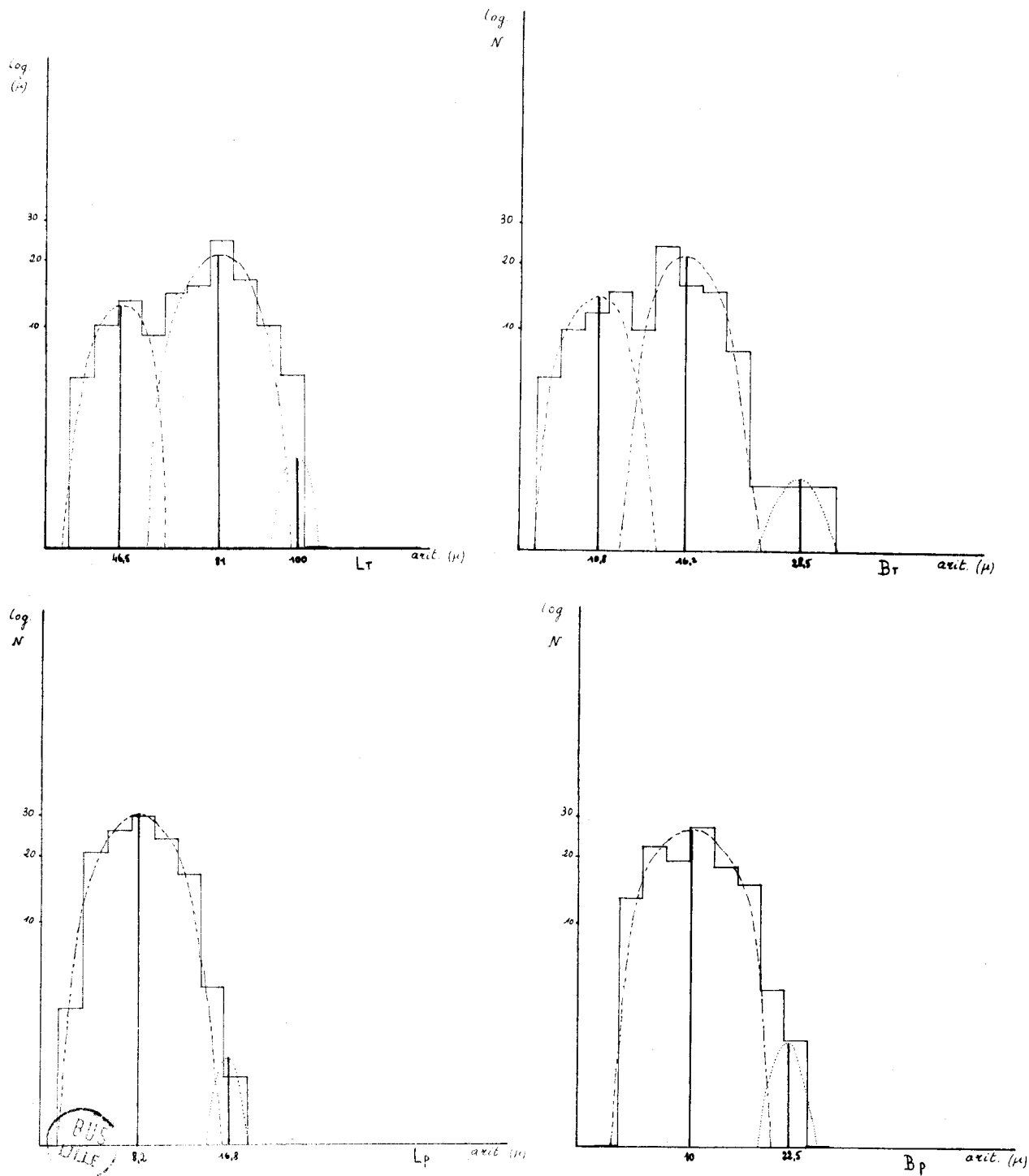


Fig.8 Mise en évidence de sous-populations à partir des courbes de fréquence d'un échantillon de parasites.

Les coordonnées sont logarithmiques pour les ordonnées arithmétiques pour les abscisses.

(Explications dans le texte)

- pour la longueur du protonérite 2 sous populations 8,2 et 16,8 .

- pour la largeur du protonérite : 10 et 22,5 .

Là encore chacune de ces sous populations représente un certain pourcentage de la population globale.

La signification et l'interprétation de ces sous populations sera envisagée plus loin ; signalons simplement que, d'un point de vue formel, ces résultats traduisent que chaque histogramme peut être décomposé en plusieurs sous populations comprenant chacune ^{un} ensemble de parasites. Ces ensembles peuvent être caractérisés essentiellement par leur moyenne, égale ici à l'axe de symétrie de la parabole.

Ici encore, l'analyse peut "manquer de puissance", et l'on peut commettre des erreurs de 1ère et de 2ème espèce.

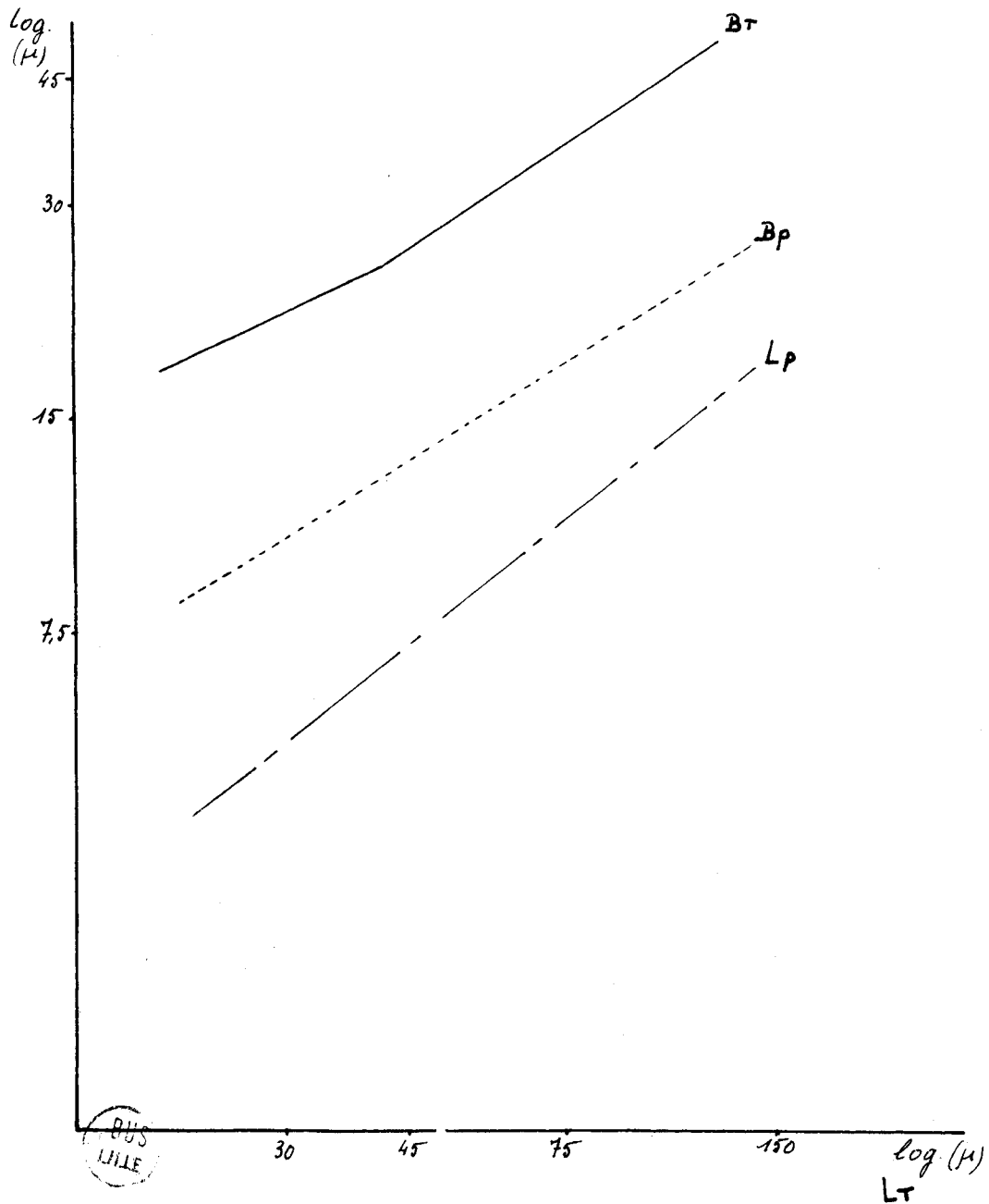


Fig.9 Courbes de croissance relative chez G.steini (coordonnées logarithmiques). Seul $B_T=f(L_T)$ présente un point critique pour $L_T=80$ microns.

II.- Etude de la croissance relative -

L'examen des droites correspondant à $\log y = f(\log x)$ permet de tirer diverses conclusions quant à la vitesse de croissance de l'élément étudié $y = B_T, L_p, B_p, \emptyset N$ ou E_{pi} , en fonction de l'élément de référence $x = L_T$.

A)- La croissance des Grégarines du Tenebrio molitor -

Nous étudierons tout d'abord les Grégarines du Tenebrio molitor d'un double point de vue :

- position relative des droites correspondant à chaque paramètre pour une espèce donnée.
- position relative des droites correspondant à un même paramètre pour une espèce donnée mais pour des hôtes différents.

Pour le premier point nous examinerons les 3 Grégarines : Gregarina steini, Gregarina cuneata et Steinina ovalis, pour le second : Gregarina polymorpha : cette dernière espèce se rencontre pratiquement chez tous les hôtes alors que les 3 premières sont plus rares.

1°) La croissance chez Gregarina steini (Fig 9) -

La croissance de la largeur totale (B_T) va présenter un point d'inflexion pour les parasites dont la longueur totale est d'environ 45μ . La valeur des pentes avant et après ce point critique sont respectivement :

$$\alpha_1 = 0,487$$

$$\alpha_2 = 0,659$$

Avant et après le point critique la croissance de la largeur totale est moins rapide que celle de la longueur totale (L_T) : il y a allométrie minorante. Cependant, dans la seconde période la croissance de B_T est plus rapide que dans la première.

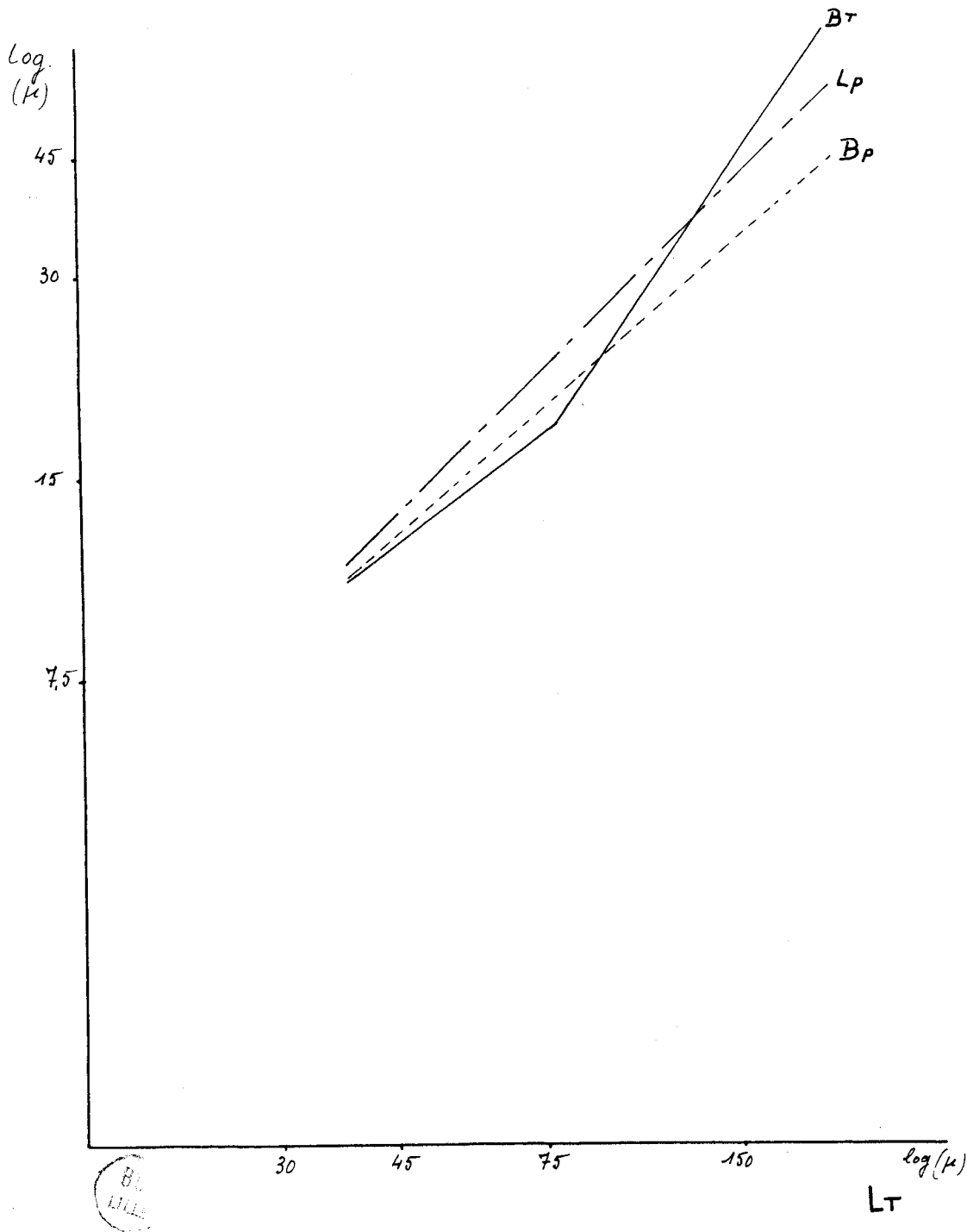


Fig.10 Courbes de croissance relative chez G.cuneata (coordonnées logarithmiques). Seul $B_T=f(L_T)$ présente un point critique pour $L_T=80$ microns.

Par contre aussi bien pour la longueur du protomérite que pour sa largeur, la croissance est uniforme : les droites ne présentent pas de points critiques. Les coefficients angulaires sont :

$$\text{pour } L_p \quad \alpha = 0,800$$

$$\text{pour } B_p \quad \alpha = 0,625$$

Ces deux paramètres présentent une allométrie minorante : leur croissance est moins rapide que celle de la longueur totale.

Deux points apparaissent donc après cette première étude de croissance relative : il y a présence d'un point critique, point d'inflexion, pour certains paramètres.

Les coefficients angulaires de ces droites montrent que pour tous les paramètres considérés la croissance est moins rapide que celle de la longueur totale.

2°) La croissance relative chez Gregarina cuneata (Fig.10)

Dans le cas de cette espèce la largeur totale (B_T) va présenter un point critique. Ce point correspond à une longueur totale d'environ 80μ . Avant ce point la pente de la droite est égale à $\alpha_1 = 0,867$, après $\alpha_2 = 1,47$. Il y a tout d'abord allométrie minorante puis allométrie majorante.

Pour les deux autres paramètres par contre aucun point particulier n'apparaît dans la courbe de croissance. Pour la longueur du protomérite $\alpha = 0,975$: la croissance est pratiquement isométrique alors que pour la largeur du protomérite $\alpha = 0,852$: la croissance est moins rapide que celle de la longueur totale ; elle est aussi rapide que dans la première partie de la largeur totale.

Ainsi dans le cas de cette espèce la largeur totale présente également un point critique tandis que les deux autres paramètres n'en

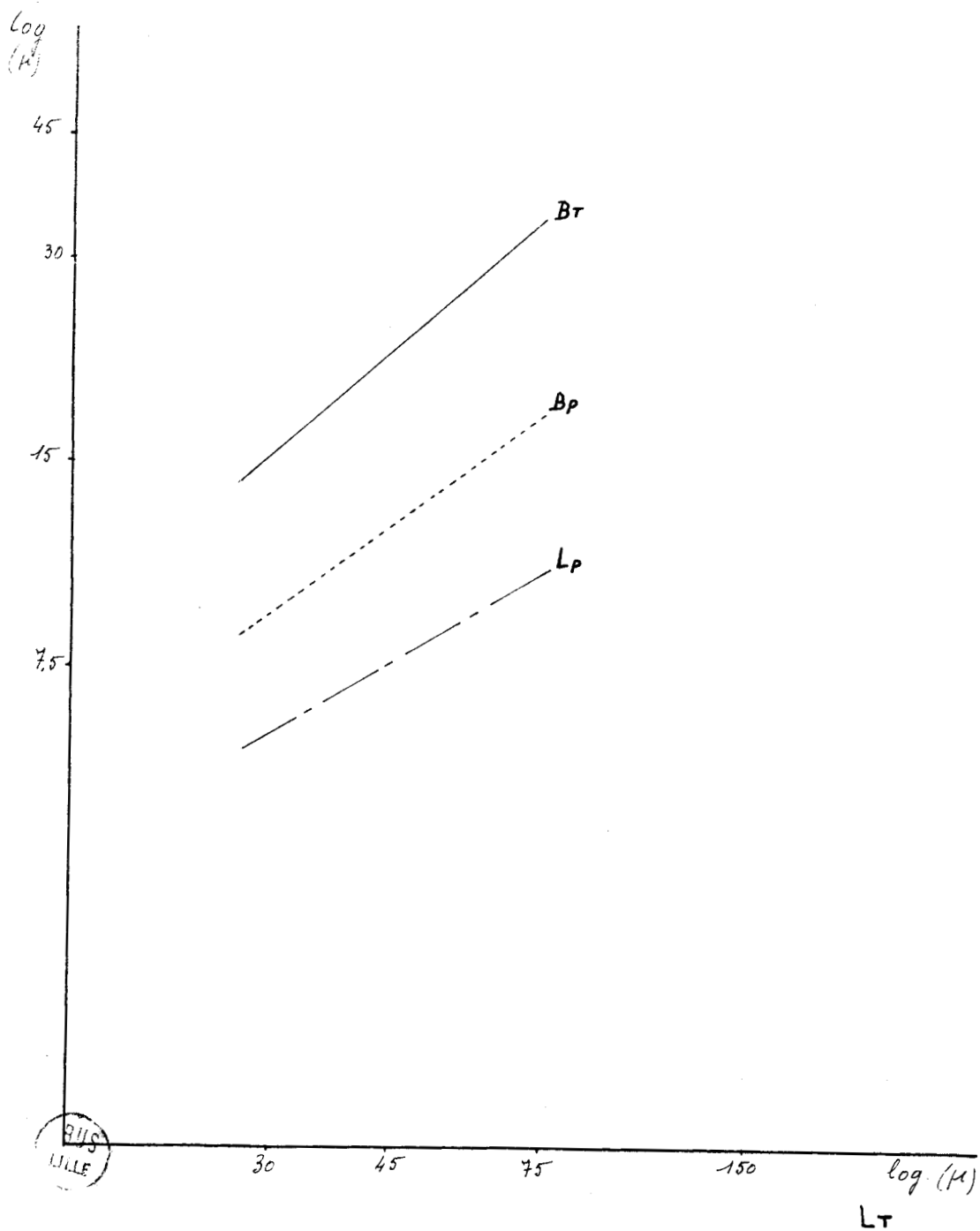


Fig.11 Courbes de croissance relative chez S.ovalis(coordonnées logarithmiques).On ne trouve pas de point critique.

présentent pas. Par contre, B_T croît après le point critique beaucoup plus rapidement que tous les autres paramètres.

Nous pouvons également remarquer la disposition des droites les unes par rapport aux autres : elles sont assez rapprochées contrairement à ce que nous avons vu dans le cas précédent : cet aspect sera repris plus tard.

3°) La croissance relative chez *Steinina ovalis* (Fig 11)

Dans le cas de cette espèce les trois paramètres B_T , L_p , B_p , ont été étudiés en fonction de L_T . Les droites représentatives sont toutes trois uniformes. Les coefficients angulaires sont :

pour B_T	$\alpha = 0,904$
pour B_p	$\alpha = 0,728$
pour L_p	$\alpha = 0,581$

Les trois droites présentent une allométrie minorante. Signalons tout de suite que cette espèce a son maximum de taille pour $L_T = 90 \mu$ contrairement aux Gregarinidae où L_T peut aller jusqu'à 180μ pour des individus libres. D'autre part il existe pendant toute la vie du parasite, à sa partie antérieure, un "mucron" provenant plus ou moins de la transformation de l'épinérite. (LEGER & DUBOSCQ).

4°) La croissance relative de *Gregarina polymorpha* (Fig 12)

Cette espèce se rencontre très fréquemment chez le "ver de farine" ; c'est pourquoi nous avons pu non seulement en étudier sa courbe de croissance "globale" mais également voir les différences qui pouvaient exister entre courbes de croissance suivant l'hôte considéré sans toutefois étudier l'influence de facteurs pouvant intervenir sur la physiologie de celui-ci (mue, âge ...) C'est ainsi que nous considérons 3 familles de droites de croissance tracées à partir de 3 hôtes

The first part of the document discusses the importance of maintaining accurate records of all transactions. It emphasizes that every entry should be supported by a valid receipt or invoice. This not only helps in tracking expenses but also ensures compliance with tax regulations. The text further explains that regular audits can identify discrepancies early on, preventing larger issues down the line.

Additionally, it is noted that clear communication between all parties involved is essential. This includes providing detailed descriptions of goods and services provided, as well as the agreed-upon terms and conditions. By doing so, misunderstandings can be minimized, and the relationship between the parties can remain positive and productive.

The second section of the document focuses on the financial aspects of the business. It details the various methods used to calculate profit margins and how these can be used to make informed decisions about pricing and production levels. The text also discusses the importance of budgeting and how it can help in managing cash flow effectively.

Furthermore, it highlights the need for regular financial reviews. By analyzing the company's performance over time, management can identify areas where costs are being overspent and take corrective action. This proactive approach is crucial for the long-term success and sustainability of the business.

The third part of the document addresses the legal and regulatory requirements that businesses must adhere to. It provides a comprehensive overview of the various laws and regulations that govern business operations, including those related to labor, safety, and environmental protection. The text explains how staying up-to-date with these requirements can help avoid costly fines and legal disputes.

It also discusses the importance of having a solid legal foundation for the business. This includes having clear contracts in place for all transactions and ensuring that all necessary licenses and permits are obtained. By doing so, the business can operate with confidence and without the risk of legal complications.

Finally, the document concludes by emphasizing the role of technology in modern business operations. It discusses how various software solutions can help streamline processes, improve efficiency, and provide valuable insights into the company's performance. The text also touches upon the importance of data security and how it can be protected using modern technologies.

In summary, this document provides a comprehensive guide to the various aspects of running a successful business. By following the principles and practices outlined here, businesses can ensure that they are operating in a compliant, efficient, and profitable manner.

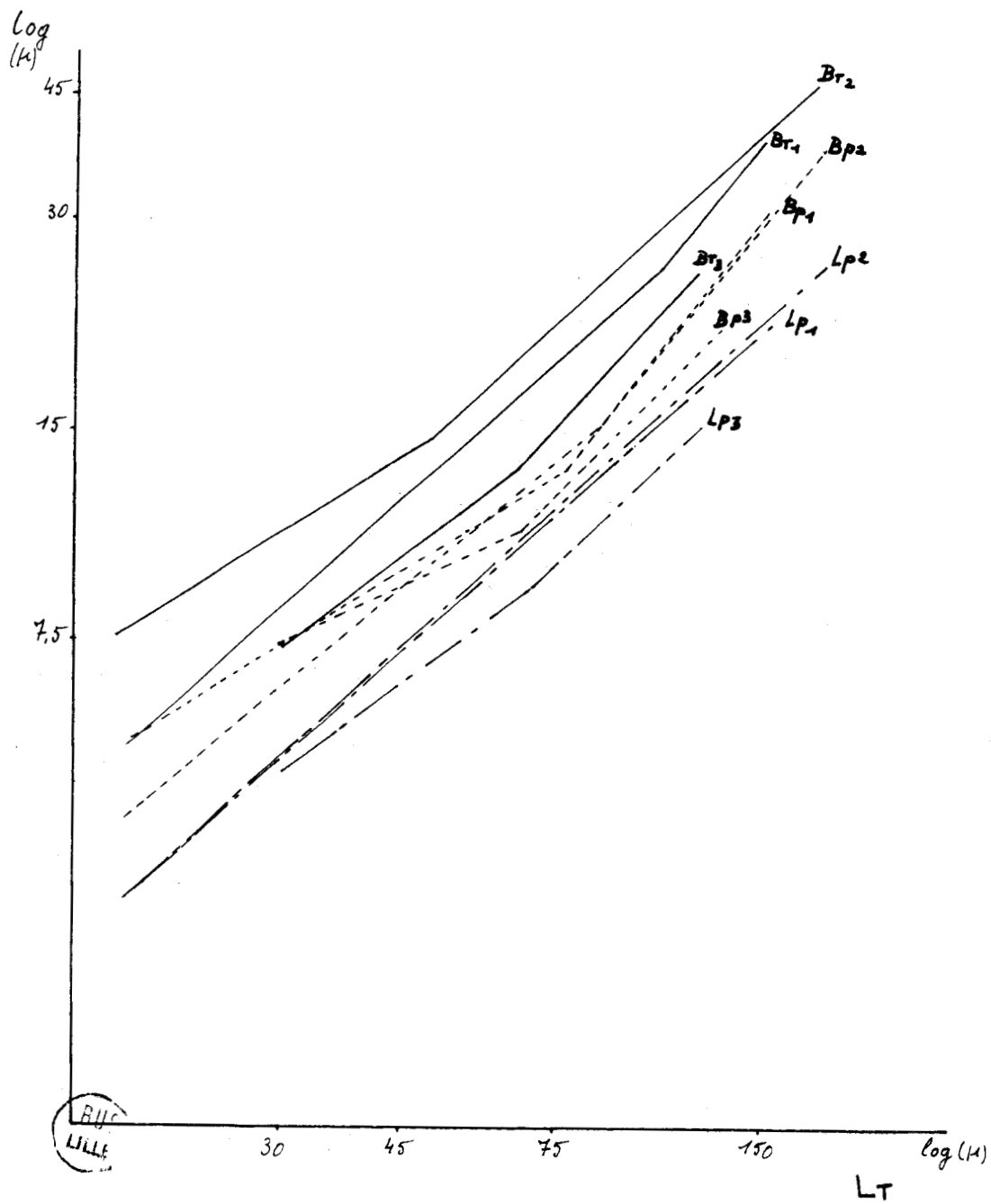


Fig.12 Courbes de croissance relative chez G. polymorpha pour trois hôtes différents (1,2,3) (coordonnées logarithmiques).
 $B_T=f(L_T)$ et $B_p=f(L_T)$ présentent un point critique.

différents.

Chaque paramètre va présenter des différences dans la vitesse de croissance : c'est ainsi que B_T , qui présente un point critique pour $L_T \cong 50 \mu$,

Nous avons :

hôte 1	$\alpha_1 = 0,630$	$\alpha_2 = 0,987$
hôte 2	$\alpha_1 = 0,919$	$\alpha_2 = 1,23$
hôte 3	$\alpha_1 = 0,745$	$\alpha_2 = 1,076$

Avant le point critique la croissance est toujours minorante après le point critique elle est majorante ou isométrique.

Pour la longueur du protonérite L_p

hôte 1	$\alpha_1 = 0,884$	$\alpha_2 = 0,880$
hôte 2	$\alpha_1 = 0,884$	$\alpha_2 = 0,940$
hôte 3	$\alpha_1 = 0,739$	$\alpha_2 = 0,983$

Pour la largeur du protonérite B_p

hôte 1	$\alpha_1 = 0,550$	$\alpha_2 = 1,242$
hôte 2	$\alpha_1 = 0,756$	$\alpha_2 = 1,277$
hôte 3	$\alpha_1 = 0,521$	$\alpha_2 = 1,07$

Pour ces deux paramètres la croissance est toujours moins rapide que celle de la longueur totale avant le point critique ; elle le sera encore après ce point pour L_p tandis qu'elle sera majorante ou isométrique pour B_p . La largeur du protonérite présente un point d'inflexion pour des parasites dont la longueur totale est d'environ $L_t = 75 \mu$

Bien qu'on observe des variations pour un même paramètre chez des hôtes différents, on remarquera que les variations de vitesse de croissance vont toujours dans le même sens et que, pour les 3 hôtes considérés, la largeur totale ainsi que celle du protonérite présentent

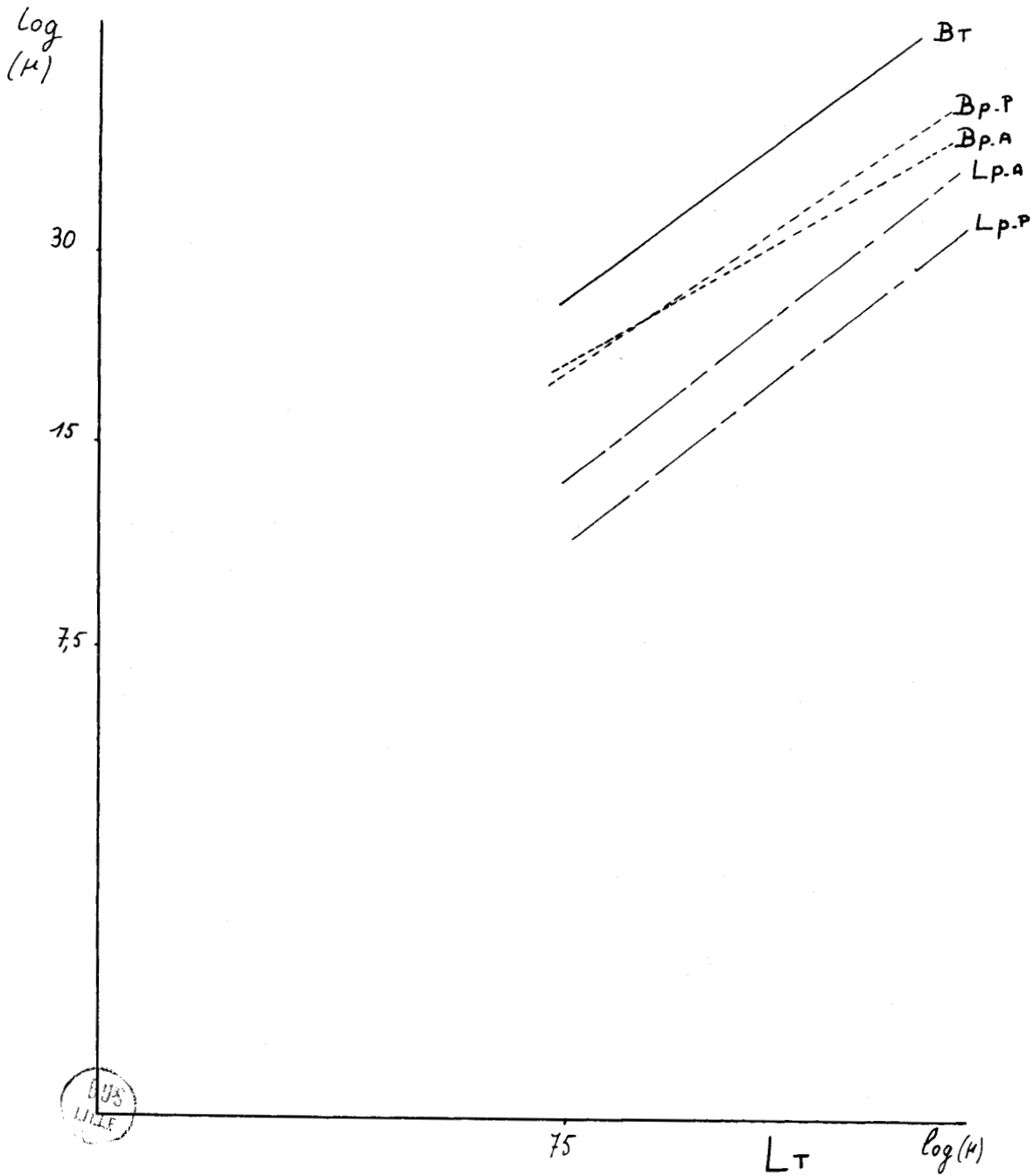


Fig.13 Courbes de croissance relative des individus en syzygie (coordonnées logarithmiques). $B_T = f(L_T)$ est unique pour les deux partenaires. L_p et B_p par contre sont différents suivant qu'il s'agit de l'individu antérieur A ou postérieur P.

toutes deux un point d'inflexion, pour une longueur totale comprise entre 50 et 75 μ . Il existe cependant des différences entre même parasite pour des hôtes différents : la comparaison statistique des pentes le prouve. C'est ainsi que pour B₁ : α est différent suivant l'hôte considéré : α_1 est différent chez l'hôte 2 des hôtes 3 et 1 chez lesquels α_2 est semblable. Pour Lp α_1 est identique pour hôte 1 et 2 mais pour l'hôte 3 par contre α_2 ne diffère pas significativement pour les 3 hôtes.

Enfin pour Bp α_1 est différent chez l'hôte 2 mais pas pour hôte 1 et 3 ; α_2 est différent pour hôte 3 mais pas pour hôte 1 et 2.

Ainsi il apparaît que les différences statistiques observées ne sont pas les mêmes suivant le paramètre envisagé (cf. Bp) ce qui indique que l'influence de l'hôte ne joue pas sur toutes les Grégarines mais seulement sur celles qui sont à un certain stade de maturité : avant ou après le point critique.

5°) La croissance relative des individus en syzygie

(Fig 13).

Cette croissance n'a pu être étudiée systématiquement que chez Gregarina polymorpha. Là encore on pourrait mettre en évidence une **variabilité** suivant l'hôte considéré, cependant, les valeurs étant plus homogènes, nous avons tracé les courbes de croissance "globale".

Il faut tout d'abord remarquer que chez les Gregarinidae comme nous l'avons signalé précédemment, cette syzygie apparaît relativement tôt : c'est ainsi que l'on peut rencontrer des individus accouplés dont la taille, pour chaque gamonte, est d'environ 70 μ .

Les deux individus ainsi appariés vont continuer ensemble leur croissance jusqu'à atteindre une taille parfois égale à 280 μ .

Nous envisagerons plus loin les différences biométriques pouvant exister entre chaque gamonte .

Les courbes de croissance ont pu ainsi être tracées pour chaque paramètre de chacun des conjoints.

- la largeur totale : la courbe représentative est identique suivant qu'il s'agit de l'individu antérieur (A) ou postérieur (P). La pente de la droite est $\alpha = 0,742$.

La longueur du protomérite par contre est différente en ce qui concerne l'index origine mais les deux droites possèdent une pente voisine $\alpha_A = 0,791$ $\alpha_P = 0,795$

La largeur du protomérite par contre est différente suivant qu'il s'agit de l'individu antérieur $\alpha_A = 0,587$ ou postérieur $\alpha_P = 0,669$

Ainsi donc les courbes de croissance relative des \neq paramètres des individus en syzygie, chez Gregarina polymorpha présentent toutes une allométrie minorante. Les courbes de croissance de Bt sont communes. Par contre pour Lp elles sont différentes ; ceci s'explique par le fait que la syzygie est fronto-caudale : or le gamonte postérieur voit son protomérite comprimé en longueur contre le deutomérite de l'individu antérieur (prinite). Par contre la largeur du protomérite est différente suivant qu'il s'agit du prinite ou du satellite.

La syzygie représente la dernière étape de la croissance des parasites : il est intéressant de comparer les droites obtenues à ce stade avec celles établies sur des individus libres de Gregarina polymorpha.

Pour la largeur totale dans les 3 cas étudiés ici, il y a au début une apparence de discontinuité de croissance entre individus solitaires et accouplés. Le phénomène se rencontre pour tous les para-

mètres étudiés : il apparaît donc que les individus de taille moyenne ($50 \mu < L_T < 100 \mu$) ; qui rentrent en syzygie doivent atteindre une maturité sexuelle caractérisée dans cette étude par deux étapes : avoir dépassé le point critique, et tels que leurs paramètres B_p , B_t , L_p soient supérieurs à ceux des individus libres : ces caractéristiques apparaissent certainement comme le reflet de certaines conditions physiologiques.

B) Caractères de la croissance des Grégarines du Tenebrio molitor.

1°) Relation d'allométrie et espèce.

a) Cas de Gregarina polymorpha :

Trois ensembles de courbes ont été tracés à propos de cette espèce. Pour la largeur totale B_T les pentes diffèrent dans les 3 cas. ($\alpha = 0,630$ puis $0,987$; $\alpha = 0,919$ puis $1,23$; $\alpha = 0,745$ puis $1,076$).

Ces résultats divergents s'opposent-ils à ce que l'on puisse caractériser une espèce par des paramètres de croissance relative les populations observées dans le cas de deux vers peuvent être très différentes quant aux pourcentages respectifs de chaque espèce, et quant aux moyennes des stades rencontrés chez une même espèce. Ceci permet d'expliquer en partie les différences observées dans les paramètres étudiés, coefficient angulaire (constance d'équilibre) et ordonnées à l'origine (index initial de croissance). Sans analyser ici les relations pouvant exister entre le cycle de l'hôte et celui du parasite, il semble que les courbes tracées pour chacun des paramètres soient représentatives d'une population arrivée à un stade donné de maturité.

Il faut signaler d'autre part un point d'ordre méthodologique, la division en 2 périodes, I et II, avant et après le point

d'inflexion procède de déductions purement graphiques, et suivant le nombre de données que l'on fait entrer respectivement dans les stades I et II, l'abscisse du point critique est déplacée dans un sens ou dans un autre et de ce fait peut varier.

Pour tous les hôtes considérés, la largeur totale ainsi que celle du protomérite présentent une inflexion nette située entre 50 et 80 μ et telle qu'avant ce point et pour les 2 paramètres envisagés, la croissance est minorante, tandis qu'après elle est en allométrie majorante ou isométrique.

La longueur du protomérite par contre, ne présente d'accidents que dans un cas, sa croissance est toujours inférieure à celle de la longueur totale.

b) Cas de Gregarina steini :

Là encore la largeur B_T présente un point d'inflexion pour $L_T \simeq 50 \mu$ tandis que la droite B_p n'en montre pas. On remarquera simplement que toutes les courbes ont une pente inférieure à 1 : la longueur totale croît plus rapidement que les autres paramètres.

D'une manière plus nette que chez l'espèce précédente, les ordonnées à l'origine semblent^{nt} assez différentes. Cette Grégarine pourrait se caractériser, au moins pour les formes jeunes, par un trophozoïte ayant une largeur totale (B_T) plus élevée que la largeur du protomérite (B_p) et très supérieure à la longueur du protomérite (L_p).

c) Cas de Gregarina cuneata :

Toutes les droites sont très regroupées, la largeur totale cependant, tout d'abord inférieure aux autres paramètres, après le point critique croît de façon beaucoup plus rapide ($\alpha \simeq 1,5$) puis coupe les autres courbes.

d) Les syzygies chez Gregarina polymorpha :

Deux points apparaissent à propos de leur étude.

- Le fait que, chez cette espèce, les individus en syzygies ont une croissance : celle-ci paraît assez faible, toutes les droites présentent une allométrie minorante : la syzygie, prélude aux processus de reproduction sexuée, ne représente qu'une étape dans la croissance des parasites : le fait que les deux individus s'accouplent ne signifie pas mise en kyste dans l'immédiat, celui-ci ne se formera qu'à un moment donné du développement des deux gamontes.

- la présence d'un semblant de discontinuité entre courbes des individus en syzygie et courbe des individus libres : les Grégarines doivent être à un certain stade de maturité avant de s'accoupler.

2°) Courbes de croissance et population.

Dans les exemples des échantillons que nous avons étudiés, l'hétérogénéité des populations correspondant aux différents paramètres envisagés peuvent être interprétés de deux manières différentes.

- soit que l'échantillon renferme plusieurs espèces de parasites.
- soit que l'on ait une seule espèce avec des individus à des stades différents.

Avant d'aborder l'examen de ces deux hypothèses nous faisons une remarque préalable d'ordre pratique :

En effet les moyennes obtenues pour certains paramètres (Bp, Lp par exemple) sont de l'ordre d'une dizaine de microns, les différences obtenues peuvent malgré tout être considérées comme valables compte tenu du fait, qu'aux grossissements utilisés, l'erreur commise sur chaque mesure est de l'ordre de $0,5\mu$; d'autre part des résultats

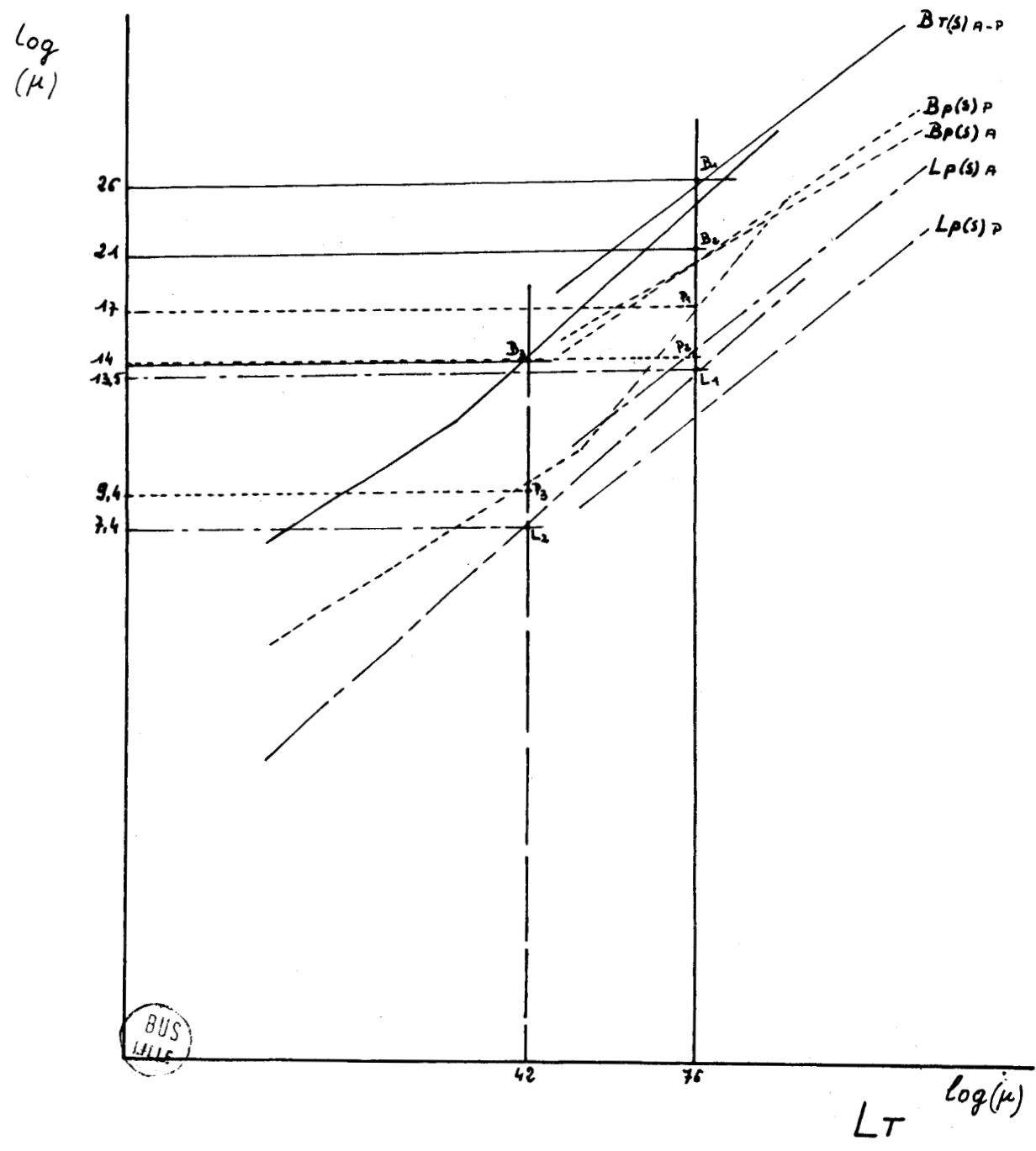


Fig.14 Correspondance entre histogrammes et courbes de croissance. (Explications dans le texte).

comparables ont été retrouvés à propos d'autres "échantillons".

Pour pouvoir vérifier l'une ou l'autre des deux hypothèses nous avons transposé les valeurs moyennes obtenues pour chaque sous populations sur le graphique de croissance relative. Les points d'intersections entre chaque valeur pour un paramètre et pour la longueur totale, se trouvent sur les courbes de croissance d'une seule espèce ; Gregarina polymorpha (Fig 14 et 15).

En effet nous avons trouvé pour le premier exemple les résultats suivants - (Fig 7 - 14) :

L_T	42 μ	76 μ	
B_T	14 μ	21 μ	26 μ
L_p	7,4 μ	13,5 μ	
B_p	9,4 μ	14 μ	17 μ

En reportant sur l'axe des abscisses les valeurs de L_T obtenues 42 μ , 76 μ , et sur l'axe des ordonnées les différentes valeurs obtenues pour les autres paramètres, il suffit de tracer les verticales et les horizontales. On remarquera alors que pour $B_T = f(L_T)$ on obtient trois points B_1 (76 μ - 26 μ) B_2 (76 μ - 21 μ) et B_3 (42 μ - 14 μ). B_3 se trouve sur la courbe de croissance de G. polymorpha avant le point critique.

B_2 également sur la même droite mais après ce point tandis que B_1 se place sur la droite des individus en syzygie.

De même pour B_p les trois points P_1 (76 μ - 17 μ) P_2 (76 μ - 14 μ) P_3 (42 μ - 9,4 μ) se trouvent respectivement près de la droite des Grégarines en syzygie, P_2 au niveau du point critique et P_3 avant le point critique.

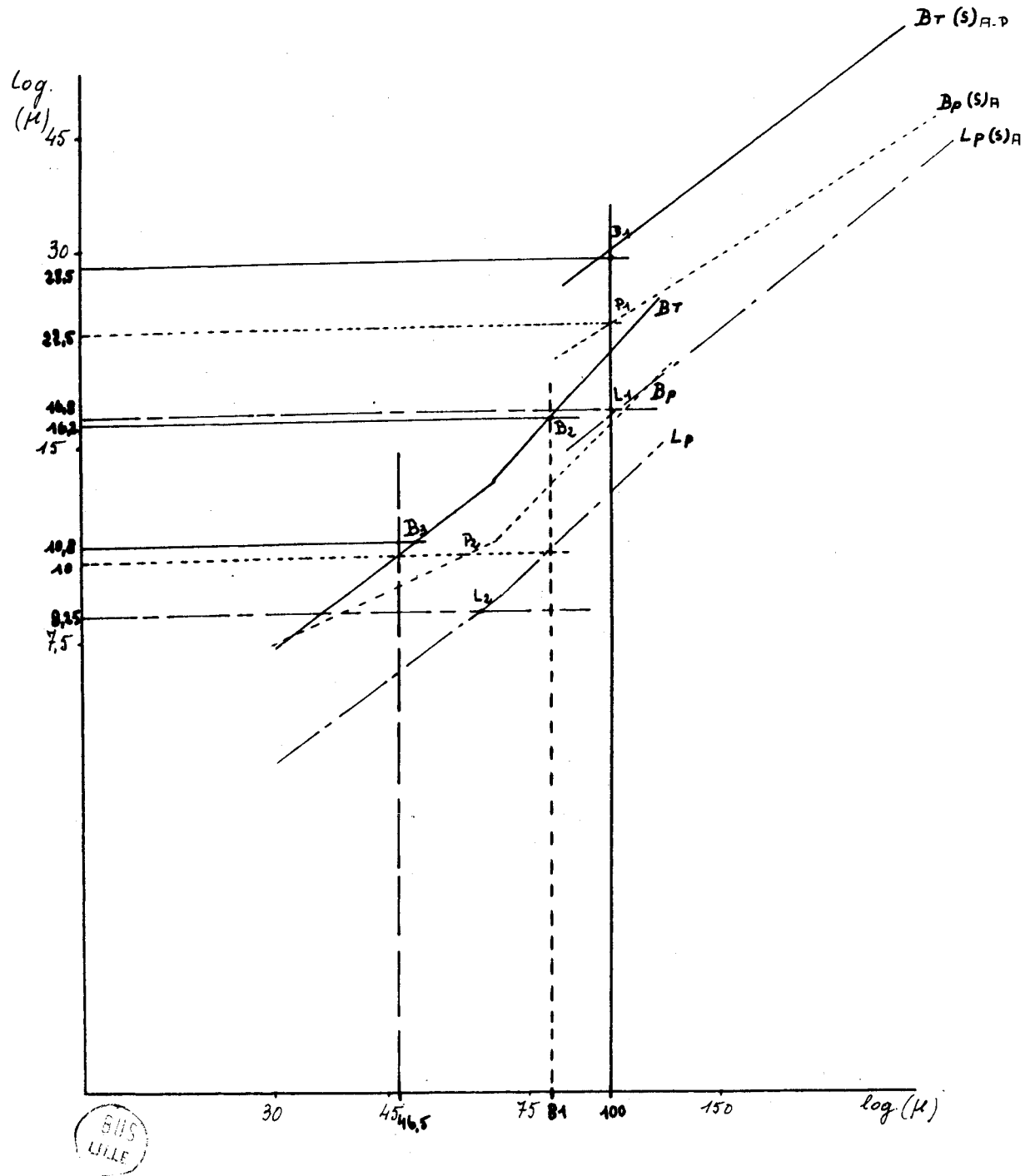


Fig.15 Correspondance entre histogrammes et courbes de croissance.(Explications dans le texte).

Pour L_p : L_2 ($42 \mu - 7,4 \mu$) se situe sur la droite de croissance de Grégarina polymorpha tandis que L_1 ($76 \mu - 13,5 \mu$) se trouve entre cette droite et celle donnant la longueur du protonérite du prinite des syzygies.

Il apparaît donc que les sous populations mises en évidence par cette méthode se divisent en deux ensembles :

- un premier ne contenant que des individus situés dans la première phase de croissance (avant le point critique).

- un second dont les individus sont dans la deuxième période de croissance. Parmi eux certains évoluent normalement, d'autres commencent à se "sexualiser".

Dans le second exemple (Fig 8 - 15) nous obtenons :

L_T	$46,5 \mu$	81μ	100μ
B_T	$10,8 \mu$	$16,2 \mu$	$28,5 \mu$
L_p	$8,2 \mu$	$16,8 \mu$	
B_p	10μ	$22,5 \mu$	

Nous obtenons ainsi pour B_T 3 points: B_1 ($100 \mu - 28,5 \mu$) situé sur la droite B_T des individus en syzygie, B_2 ($81 \mu - 16,2 \mu$) situé sur la courbe de croissance après le point critique et B_3 ($46,5 \mu - 10,8 \mu$) sur cette même courbe avant le point critique.

Pour B_p : P_1 ($100 \mu - 22,5 \mu$) P_2 ($46,5 \mu, 81 \mu, 10 \mu$)
Le premier se trouvant sur la droite de syzygie, le second sur la courbe de croissance avant le point critique.

L_p enfin donne deux points L_1 ($100 \mu - 16,8 \mu$) L_2 ($81 \mu - 46,5 \mu$ et $8,25 \mu$) : L_1 se trouve sur la droite des syzygies et L_2 entre ces deux points d'intersection des droites $x = 46,5 \mu$ et $x = 81 \mu$ avec la courbe de croissance $L_p = f(L_T)$.

Dans les deux derniers cas, l'analyse manque de puissance : on n'a pas pu distinguer les sous populations de l'échantillon et la moyenne obtenue vient s'intercaler entre les deux valeurs théoriques attendues.

On peut donc, là encore, distinguer un certain nombre de sous populations correspondant à des individus d'une même espèce mais à des stades de maturité différente.

Bien que les résultats exposés ici soient relatifs à des populations de Grégarines d'une seule espèce, il est évident que dans le cas d'échantillons groupant plusieurs genres ou espèces différentes; l'analyse peut mettre en évidence les sous populations d'une façon identique puisque, comme nous l'avons vu précédemment les courbes de croissance apparaissent comme "spécifiques" pour les Grégarines envisagées.

L'intérêt des résultats que nous avons exposés ici réside essentiellement dans le fait qu'une population de parasites d'une même espèce dont d'histogramme ne présente pas les caractéristiques que nous avons définies précédemment, est constituée de Grégarines arrivées à des stades différents de leur croissance. Cette croissance ne peut donc pas apparaître comme homogène et continue, on est en droit d'admettre que les points d'inflexions rencontrés dans les courbes de croissance et qui se reflètent par l'hétérogénéité des populations, correspondent "aux stades critiques où,, les règles qui présidaient jusque là à la croissance, changent brusquement".

Nous essaierons donc d'analyser tout d'abord la notion de point critique en rapport avec la biologie du parasite et ensuite par rapport à certains autres paramètres.

3°) Les points critiques :

Nous avons pu remarquer que pour certains paramètres étudiés on rencontrait un point d'inflexion dans la courbe de croissance relative.

L'existence d'un tel point critique dans la croissance d'un protozoaire parasite a déjà été signalée à partir d'autres paramètres sur des coccidies : étude du seul diamètre du noyau en fonction de la longueur de la cellule chez les Emeriidae (SCHOLTYSECK 1963) ; étude de la croissance relative du noyau et du caryosome chez Coelotropha (Eucoccidium) Durchoni (OGER, HENNERE et VIVIER 1965). Il est intéressant de signaler que les analyses biométriques portant sur des paramètres très différents conduisent à la mise en évidence d'un point critique dans la croissance des Coccidies et des Grégarines. SCHOLTYSECK met en relation avec la transformation en gamonte et interprète la première période comme celle correspondant à la différenciation sexuelle. Pour cet auteur, c'est en effet seulement après ce point d'inflexion de la croissance chez les coccidies qu'il est possible de distinguer les sexes. Dans le cas des Grégarines étudiées ici, les conclusions peuvent s'en rapprocher : l'existence des sous populations de part et d'autre du point critique, dont l'une effectue sa croissance tandis que l'autre semble se sexualiser, montre qu'à ce niveau, même si on ne peut parler de différenciation, certains phénomènes sexuels apparaissent. Pourtant, comme le signalent OGER, HENNERE et VIVIER d'autres faits physiologiques se produisent ou montrent des variations à cette même époque : en particulier au niveau du paraglycogène et de son anabolisme. (VIVIER & HENNERE 1965). Les résultats justifient l'emploi

de la technique d'étude de la croissance relative comme méthode permettant de préciser un stade où s'effectuent des transformations physiologiques que nous allons essayer d'envisager tout d'abord d'un point de vue statistique en analysant certains paramètres tels que l'épinérite puis dans un second temps au point de vue ultrastructural et cytochimique.

C) La croissance chez Leidyana tinei -

La présence de points critiques ou de discontinuité n'est pas le fait des seuls Gregarinidae : on le rencontre dans le cas d'autres espèces. Nous l'envisagerons ici chez une Grégarine dont la position systématique est proche de celle des Gregarinidae : chez Leidyana tinei. Cette espèce, comme nous l'avons déjà signalé, présente en outre l'avantage de posséder pendant une grande partie de sa vie un épinérite. En plus la syzygie apparaît très tardivement dans ce genre, nous ne l'étudierons pas ici.

La croissance relative des différents paramètres chez Leidyana tinei (Fig 16).

Les mesures, pour cette espèce ont été effectuées sur frottis. Dans ce cas la variabilité dans les mesures est plus grande que lors des examens "in vivo". Cependant pour un grand nombre de mesures, il est possible de tracer les droites de croissance "globale" pour chacun des paramètres.

Là encore les résultats sont différents numériquement suivant la méthode utilisée : Régression ou axe majeur réduit ; cependant les conclusions sont semblables.

Pour B_T , largeur totale, la courbe de croissance présente un point d'inflexion quand $L_T \cong 70 \mu$. Avant ce point $\alpha_1 = 0,645$ après

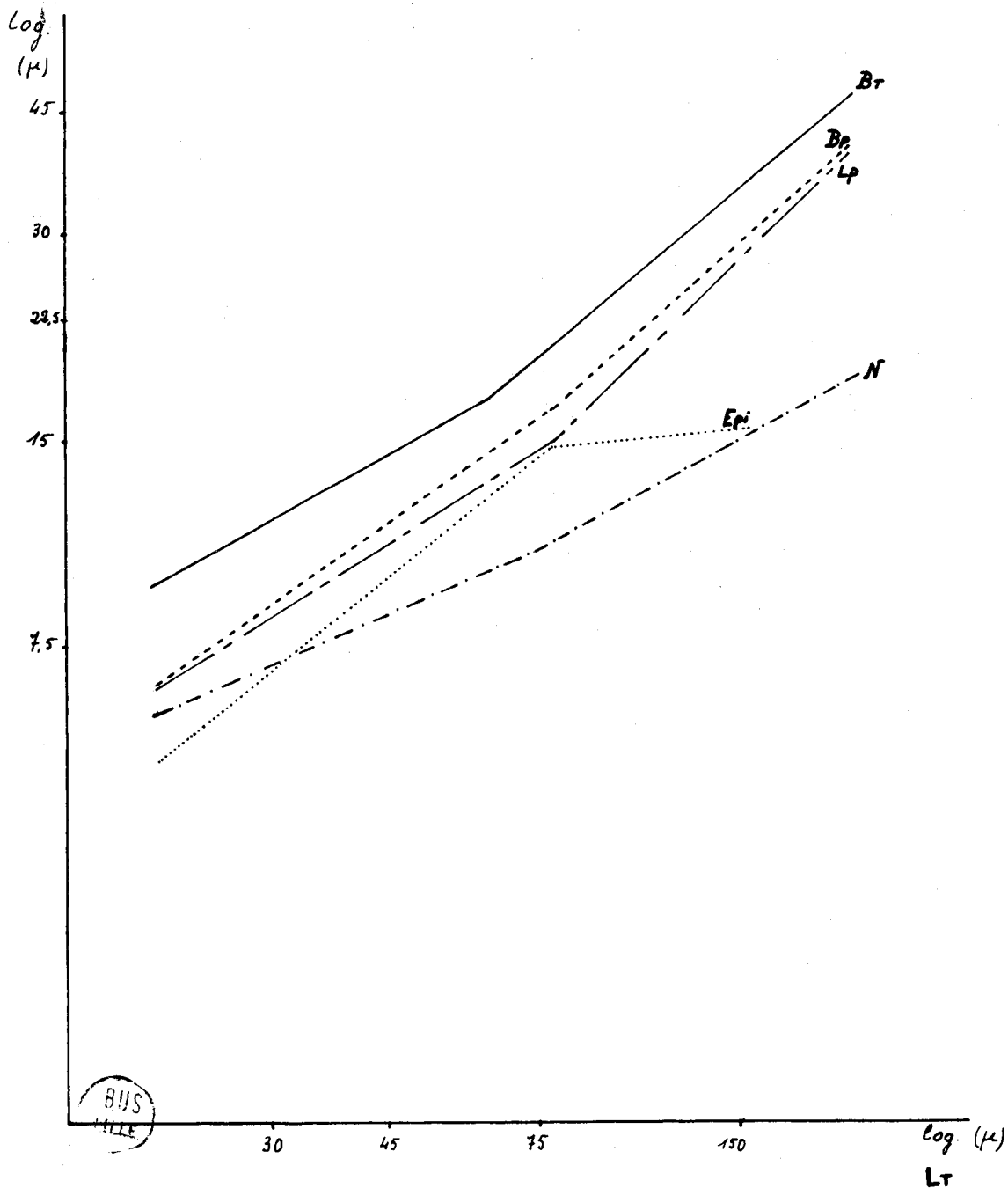


Fig.16 Courbes de croissance chez L.tinei (coordonnées logarithmiques). On a représenté, outre $B_T, L_p, B_p = f(L_T)$, la courbe de croissance du noyau (\emptyset) et de l'épimérite (Epi). Un point critique apparaît pour B_T, L_p et Epi pour $L_T = 80$ microns.

$\alpha_2 = 0,844$. La croissance est minorante dans les 2 parties mais plus rapide après le point critique qu'avant.

Lp : avant le point critique $\alpha_1 = 0,615$ après ce point $\alpha_2 = 0,962$. La croissance est presque isométrique pendant la seconde partie. Pour Bp $\alpha_1 = 0,662$ puis $\alpha_2 = 0,883$: croissance toujours en allométrie minorante : la largeur du protomérite croît moins rapidement que la longueur totale.

Par contre, si l'on analyse le diamètre du noyau, en tenant compte du point critique, les coefficients angulaires avant et après sont respectivement $\alpha_1 = 0,445$ et $\alpha_2 = 0,547$: statistiquement la différence entre ces deux coefficients est comprise entre 2σ et 3σ (cf. Annexe) on ne peut tirer de conclusions valables à ce sujet. Cependant l'emploi de la méthode de l'axe majeur réduit donne $\alpha_1 = 0,63$ et $\alpha_2 = 0,62$: différence non significative. La comparaison des valeurs de B(index origine) n'est pas significative non plus ; il n'y aurait donc pas de point critique pour la croissance de ce paramètre.

Enfin la croissance de l'épinérite est marquée par un point critique très net pour des parasites de 80μ environ. Avant ce point critique $\alpha_1 = 0,83$ tandis qu'après $\alpha_2 = 0,18$; jusqu'à 80μ l'épinérite croît presque aussi rapidement que la largeur totale, tandis qu'après il n'y a pratiquement plus de croissance. Il faut cependant remarquer que cet épinérite reste accroché au parasite pendant très longtemps encore.

Ainsi le point critique que l'on rencontre dans la plupart des paramètres apparaît à peu près pour une même longueur du parasite ($70 \mu < L_T < 80 \mu$). Si nous avons pu remarquer chez les Gregarinidae une relation entre ce point critique et la "sexualisation" du parasite,

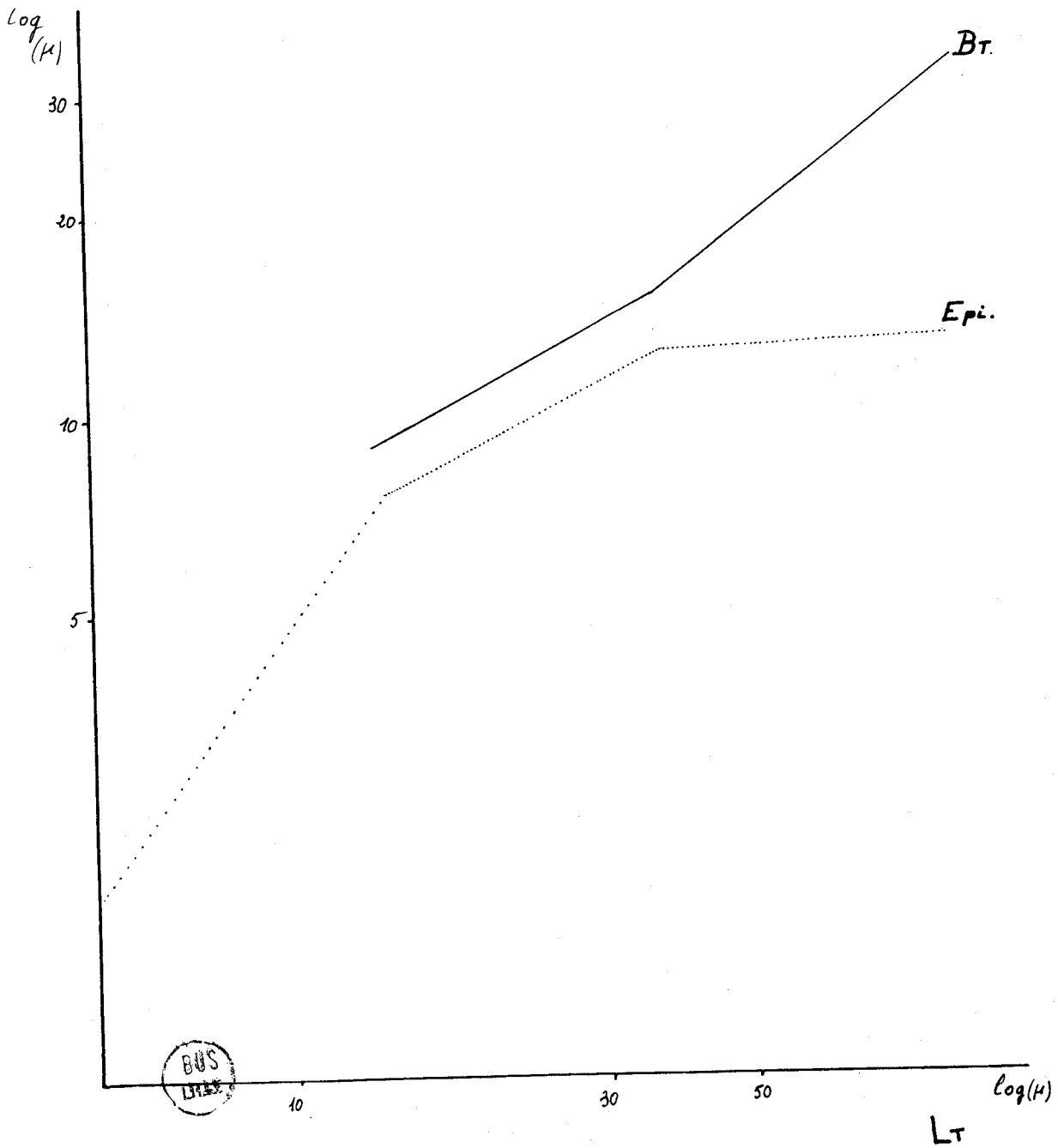


Fig.17 Courbes de croissance chez G.garnhami (coordonnées logarithmiques). On a représenté seulement B_T et $Epi=f(L_T)$. (Chiffres tirés de O.G.Harry in J.of Protozool.).

il apparaît ici en relation très net avec la fin de la croissance de l'épinérite, et peut-être avec la fin de son fonctionnement.

S'agit-il d'un point critique identique pour ces deux genres Gregarinidae et Leidyanae, nous ne pouvons encore l'affirmer, puisque chez le parasite d'Ephestia la syzygie n'apparaît que très tardivement auquel cas la croissance pourrait encore présenter un accident avant la sexualisation.

En tous cas il apparaît clairement que les règles de la croissance changent au moment où l'épinérite cesse de croître. Cette notion va encore être précisée plus avant pour l'examen des courbes de croissance chez Gregarina garnhami.

D) La croissance relative chez Gregarina garnhami (Fig 17)

Chez cette espèce nous n'envisagerons que deux paramètres : la largeur totale (B_T) et l'épinérite (Epi.). Disons tout de suite que les chiffres ont été donnés par HARRY dans son travail sur le développement et la croissance de Gregarina garnhami. Cet auteur après avoir envisagé le problème du développement du parasite grâce à des observations en microscopie photonique, donne des chiffres relatifs à la croissance de différents paramètres en fonction de la longueur totale du parasite. Nous avons repris ces mesures et après les avoir transformées en coordonnées logarithmiques, nous avons tracé les droites $B_T = f(L_T)$ et $Epi = f(L_T)$.

Pour la largeur totale du deutomérite, il y a un point critique qui apparaît pour $L_T = 50\mu$. Dans les deux portions de courbe, la croissance est en allométrie minorante.

Pour l'épinérite, l'ensemble des mesures se divise en 3 périodes.

Une première pour des parasites de 4 à 15 μ pendant laquelle la croissance est très élevée, une seconde, de 15 à 45 μ , où la pente de la courbe de croissance est voisine de celle de B_T ($\alpha \approx 0,5$) enfin une troisième période où $\alpha \approx 0,15$.

Les deux dernières périodes sont très voisines de celles rencontrées chez Leidyana tinei : au moment où l'épinérite présente un point d'inflexion très net la largeur totale également en présente un. Il faut remarquer qu'ici, en plus de ce point critique, la courbe présente un accident pour des individus dont $L_T = 15 \mu$: c'est à ce moment là que se forme le septum protonérite : l'apparition de cette formation interviendrait donc dans la croissance du corps de la Grégarine.

Comme dans l'espèce étudiée précédemment, nous n'avons pas les valeurs pour les individus en syzygie celle-ci s'effectuant plus tard chez cette espèce. Cependant dans toute la période du développement depuis 5 μ jusqu'à 100 μ environ, tandis que le deutonérite, apparu à 15 μ , présente un point critique, il en apparaît deux pour l'épinérite un vers 15 μ , l'autre, commun avec le deutonérite, vers 45 μ . Cette dernière observation rejoint celle effectuée précédemment sur Leidyana tinei : le deutonérite a sa croissance qui change tandis que l'épinérite arrête de se développer.

III.- Caractères généraux de la croissance de quelques Grégarines

Tricystidées - (Fig 18)

Nous pouvons essayer maintenant de tirer quelques unes des lois de croissance qui nous sont apparues au cours de cette étude.

La croissance des Grégarines peut se diviser en un certain nombre de stades qui apparaissent séparés les uns des autres par des étapes critiques.

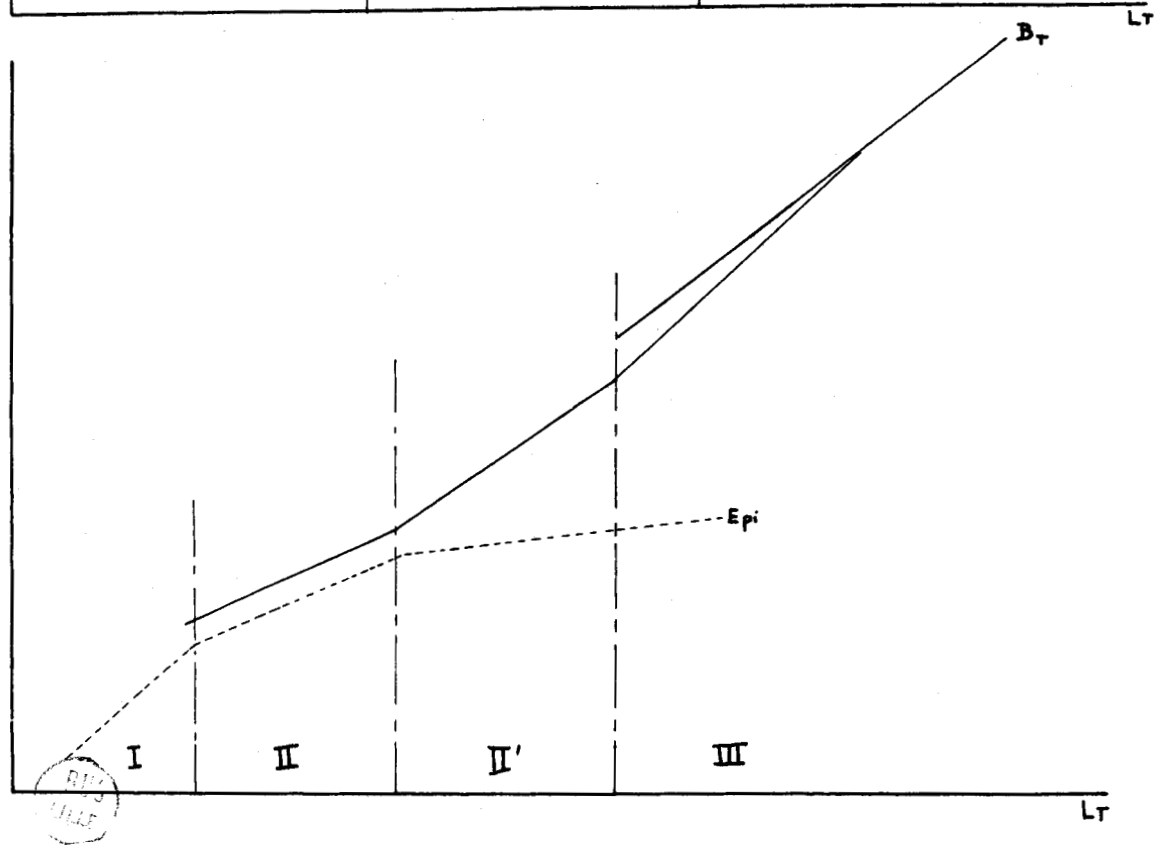
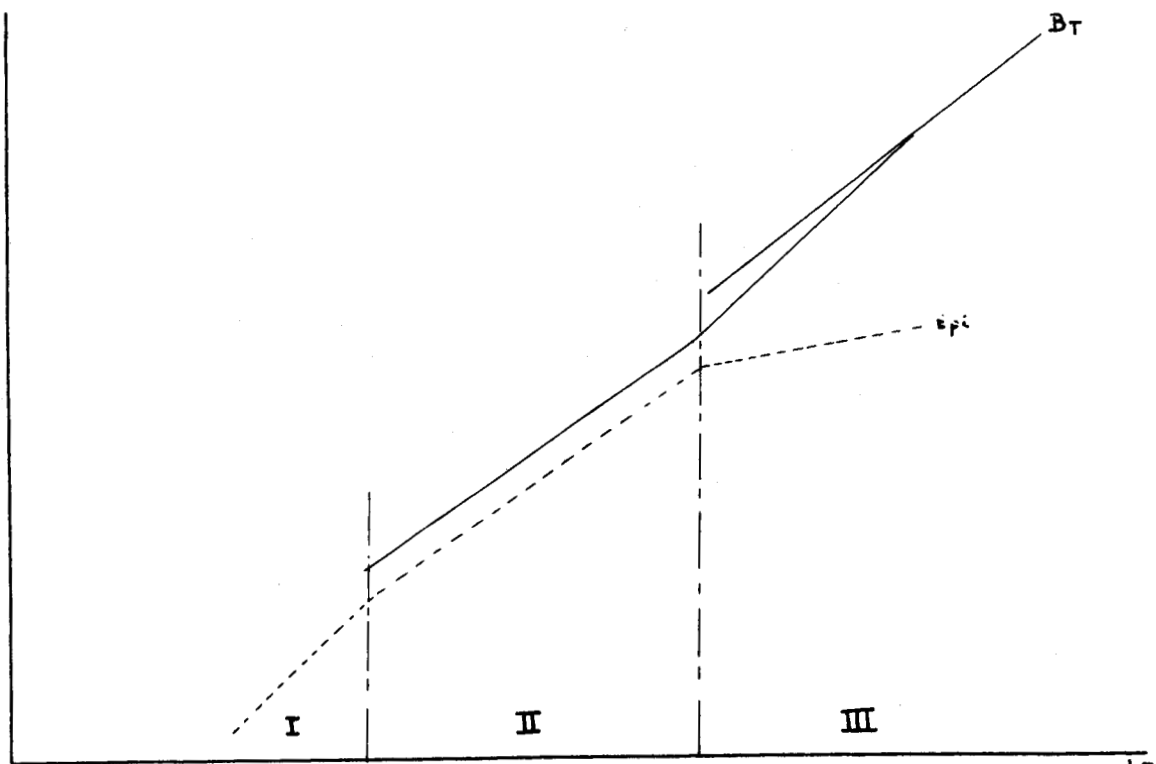


Fig.18 Graphiques récapitulatifs de la croissance chez les Gregarinidae. (Explications dans le texte).

Le premier de ces stades (Période I) montre une croissance rapide de l'épinérite : celui-ci prenant une grande importance aux dépens du corps du parasite.

A un premier point critique qui se traduit par une chute de pente dans la croissance de cet épinérite apparaît le septun protonérique qui sépare le corps du parasite en protonérite et deutomérite. Ce deutomérite a une croissance aussi rapide que l'épinérite. Vers 50 microns, chez Gregarina garnhami, il apparaît un second point critique à partir duquel l'épinérite voit sa croissance diminuer rapidement tandis que celle du deutomérite augmente rapidement.

Le même point se retrouve vers 75 μ pour Leidyana tinei. Il apparaît chez les Grégarines du Tenebrio molitor un point critique également dans le développement pour des Grégarines de 50 à 80 μ . La croissance est en général plus rapide après ce point. Chez ces parasites le passage de ce point critique correspond à une possibilité de "sexualisation" qui se traduit ici par la formation des couples de syzygie : dans ce cas les courbes de croissance présentent une discontinuité avec les courbes des individus libres ; ceux-ci doivent avoir dépassé le point critique et atteint un certain "degré de maturité".

Un point reste à préciser : le point critique rencontré chez les Gregarinidae du ver de farine est-il équivalent à celui rencontré chez les 2 autres espèces envisagées ?

Si l'on veut mettre en relation chacune des étapes du développement avec un aspect biologique du parasite, il semble alors possible de considérer chacune des étapes comme étant en relation avec des variations dues à la nutrition et dont la dernière correspondait à la possibilité de sexualisation du futur gamonte : il apparaît donc

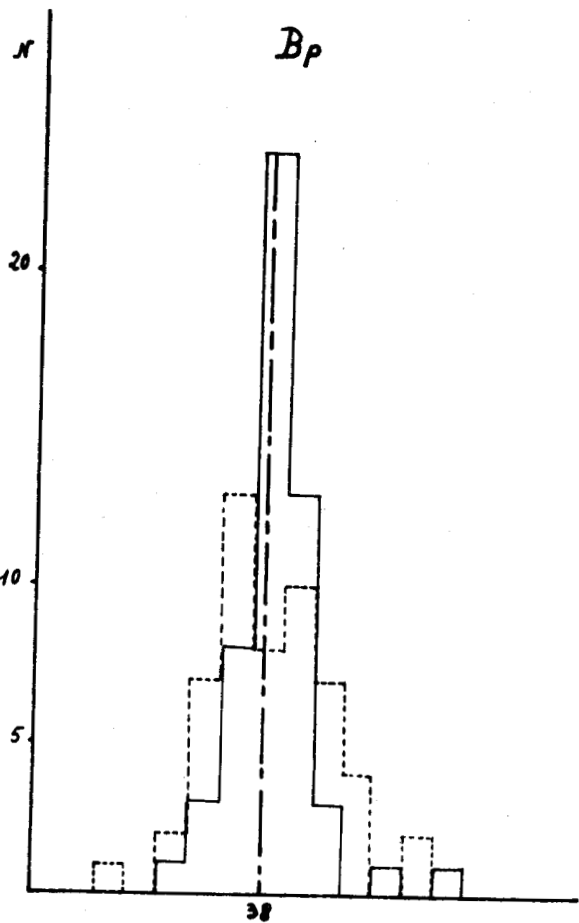
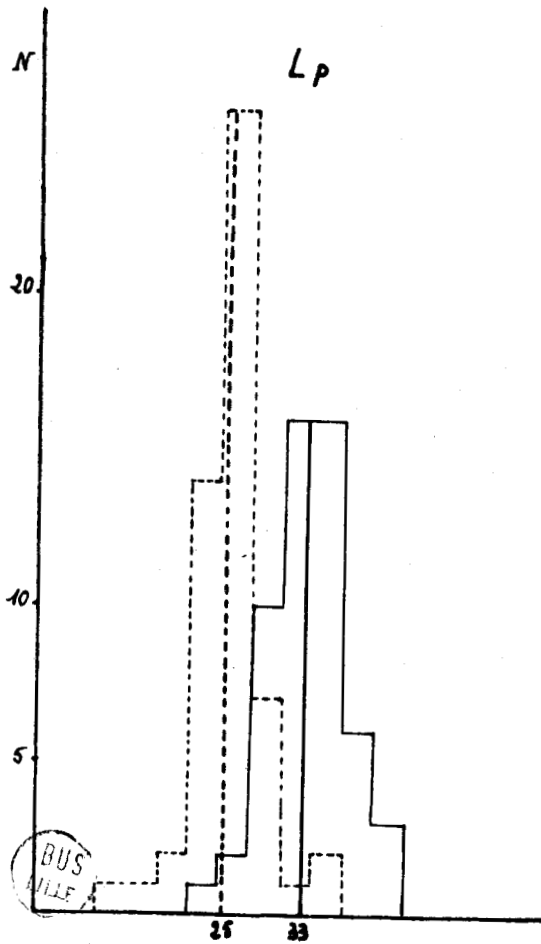
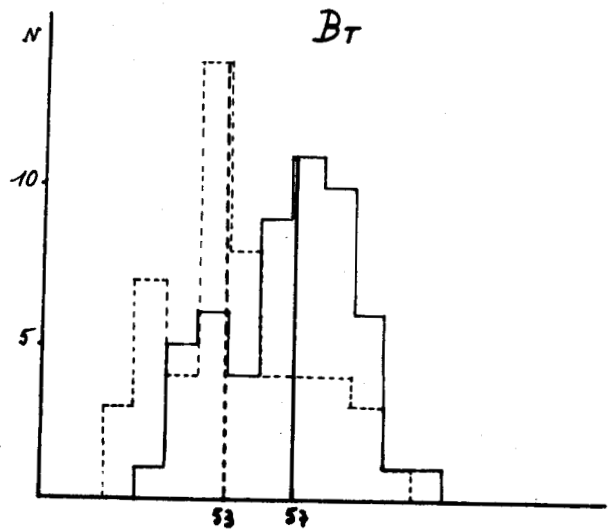
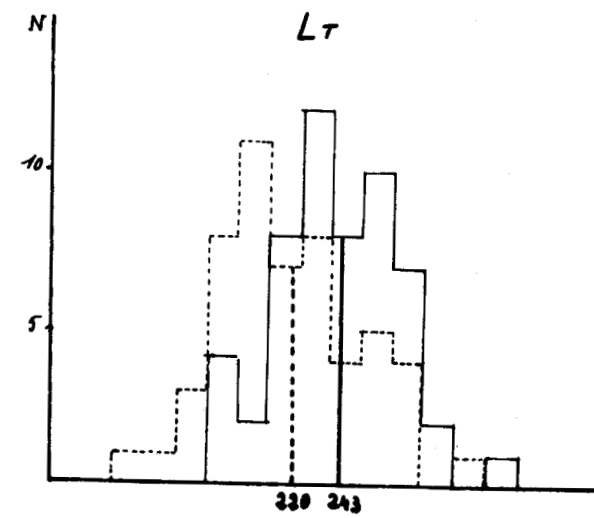


Fig.19 Histogramme d'une population d'individus en syzygie.
 En traits pleins:individus antérieurs
 En pointillés:individus postérieurs.
 La moyenne de chaque population a été représentée.

que l'étude du développement ultrastructural des Grégarines, depuis le sporozoïte jusqu'au kyste, doit nous permettre de préciser chacun des points critiques mis en évidence : ces points critiques se traduisant alors par des changements morphologiques. Une étude cytochimique menée parallèlement pourra également indiquer les principales directions vers lesquelles il faut se diriger pour comprendre le mécanisme de ces variations.

IV.- Remarque : le problème des syzygies chez Gregarina polymorpha.

Puisque nous connaissons maintenant les conditions nécessaires pour que les Grégarines rentrent en syzygie et les courbes de croissance des différents paramètres chez les individus accouplés, nous pouvons également établir les différences existant entre individus antérieurs et postérieurs de ces associations.

A) Histogrammes d'une population de Grégarines en syzygie.

(Fig 19).

Nous pouvons considérer là encore les différents paramètres : longueur totale (L_T) largeur totale (B_T), longueur du protonérite (L_p) et largeur du protonérite (B_p) en dressant la courbe pour les individus antérieurs, et pour les individus postérieurs.

Sans rentrer ici dans les détails de calcul, nous trouvons pour la longueur totale L_T :

population antérieure $\bar{m} = 243 \mu$

populations postérieure $\bar{m} = 220 \mu$

différence significative

pour B_T :

population antérieure $\bar{m} = 57 \mu$

population postérieure $\bar{m} = 53 \mu$

différence significative

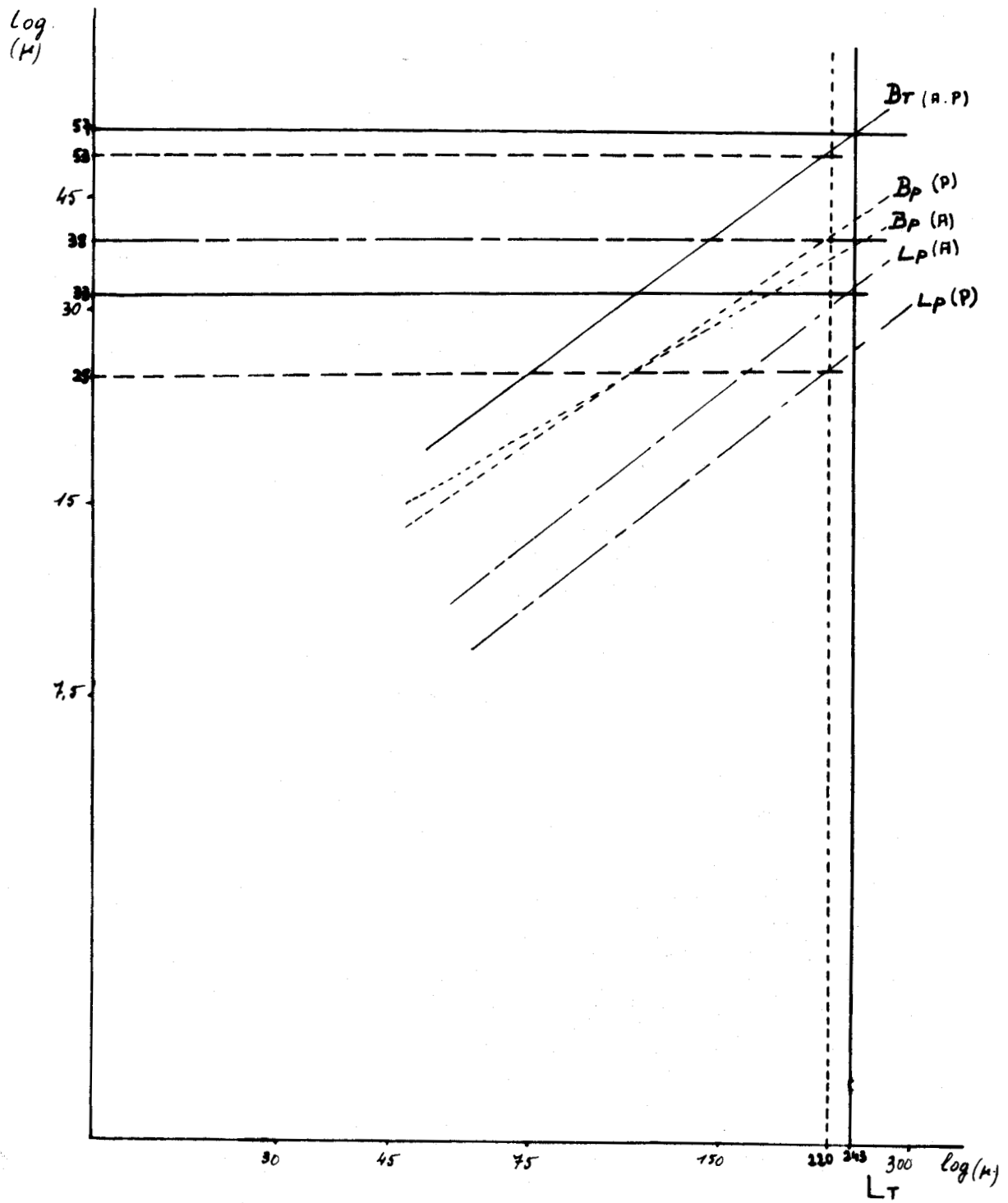


Fig.20 Correspondance entre histogrammes et courbes de croissance pour les syzygies de G.polymorpha. (Explications dans le texte)

811
LILLE

pour L_p :

population antérieure $\bar{m} = 33 \mu$

population postérieure $\bar{m} = 25 \mu$

différence significative

pour B_p :

population antérieure $\bar{m} = 38 \mu$

population postérieure $\bar{m} = 38 \mu$

différence non significative

Ainsi dans le cas de l'échantillon envisagé, les individus antérieurs sont plus grands que les individus postérieurs en moyenne sauf pour la largeur du protonérite où ils sont égaux.

B) Relation histogramme - courbes de croissance (Fig 20)

Comme nous l'avons fait précédemment pour des populations de Gregarinidae, nous pouvons transposer les valeurs obtenues sur les courbes de croissance.

C'est ainsi que nous retrouverons chaque point situé approximativement sur les droites tracées précédemment.

Pour $B_T = f(L_T)$ $B_1 (243\mu - 57\mu)$ et $B_2 (220\mu - 53\mu)$

pour L_p $L_1 (243\mu - 33\mu)$ et $L_2 (220\mu - 25\mu)$

et pour B_p $P_1 (243\mu - 38\mu)$ et $P_2 (220\mu - 38\mu)$

Les résultats ainsi obtenus confirment donc bien ceux déjà présentés auparavant.

C) Individus postérieurs = f (individus antérieurs)

Puisque nous avons vu que dans l'échantillon étudié les individus antérieurs étaient en moyenne plus grands que les individus postérieurs, nous avons établi la courbe : longueur du satellite en fonction de la longueur du prinite chez Gregarina polymorpha.

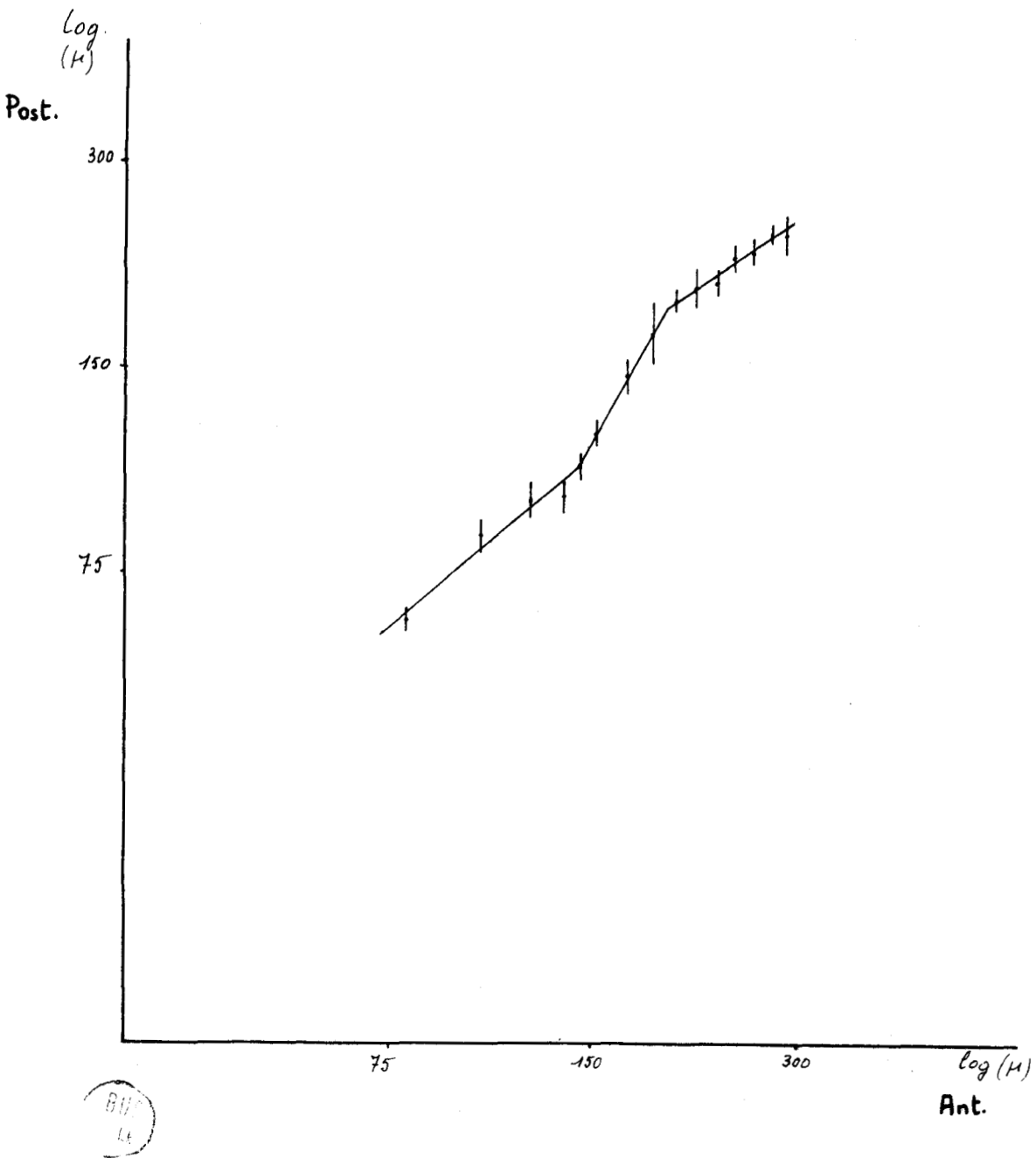


Fig.21 Graphique représentatif de $L_T(\text{Post.})=f(L_T(\text{Ant.}))$.
 Coordonnées logarithmiques. On a représenté les valeurs moyennes de chaque classes avec leur intervalle de confiance.

Cette courbe se divise en 3 périodes :

Une première S 1 qui va jusqu'à 150 μ environ où les primitives sont presque toujours plus grands que les satellites (92% des cas). La droite à une pente voisine de 1. La croissance des deux gamontes est à peu près aussi rapide.

La seconde période S 2 jusqu'à 220 μ où les satellites vont croître beaucoup plus vite que les primitives ($\alpha \approx 2,5$). Vers 220 μ les 2 gamontes ont, en moyenne, une taille identique. Enfin une dernière période S 3, prélude à l'enkystement, où les individus antérieurs croissent légèrement plus vite que les postérieurs.

D) Conclusions relatives à la syzygie chez Gregarina polymorpha.

Les jeunes gamontes présentent au moment de l'accouplement un dimorphisme sexuel qui se traduit aussi bien au niveau des organites cellulaires : Golgi, mitochondries, paraglycogène (LEGER, DUBOSCQ, JOYET - LAVERGNE) qu'au niveau de la taille des deux Grégarines accouplées.

Dans la plupart des associations le gamonte antérieur à une taille supérieure au gamonte postérieur. Si chacun des partenaires continue à croître, nous l'avons vu précédemment, il existe une corrélation entre la croissance de l'individu antérieur et celle de l'individu postérieur. La représentation graphique de ce phénomène montre que là encore plusieurs périodes se succèdent, lesquelles se traduisent par une croissance plus rapide de l'un ou l'autre des partenaires.

CONCLUSION .-

Des principales conclusions que nous avons pu tirer à la suite de chacune des études de croissance, un certain nombre de faits peuvent être retenus :

- Les courbes de croissance apparaissent comme spécifiques : chaque espèce peut être caractérisée par une série de "droites d'allométrie". Cette conclusion tirée d'observations faites sur des Gregarinidae, rejoint celle déjà obtenue par FILIPPONI sur les Gigaductidae.
- La courbe de croissance des individus en syzygie présente une "discontinuité" avec celle des individus libres.
- La croissance des deux partenaires d'un couple en syzygie est différente suivant qu'il s'agit du prinite ou du satellite.
- Les populations de Grégarine d'une même espèce sont hétérogènes : il apparaît un certain nombre de sous populations correspondant à différentes étapes de la croissance des individus.

Enfin la "croissance relative globale" des différents paramètres étudiés, permet de diviser le développement des Grégarines en un certain nombre de périodes. Chacune de celles-ci se traduit graphiquement par une portion de droite d'inclinaison donnée. Ces périodes sont séparées par des points critiques au niveau desquels les droites de croissance changent de pente.

CHAPITRE II.-

- Aspects ultrastructuraux.

Au cours de la croissance les jeunes sporozoïtes vont subir un certain nombre de transformations qui progressivement vont les amener au stade de gamontes. Les principales étapes de cette évolution ont pu être déterminées statistiquement. Nous allons maintenant en étudier les variations morphologiques grâce à l'étude ultrastructurale des Gregarinidae du Tenebrio molitor. Nous avons pu sur certaines de ces espèces suivre le développement depuis les plus jeunes stades "trophozoïte" jusqu'aux individus en syzygies.

Les travaux publiés récemment et concernant d'autres genres (DESPORTES, VIVIER, SCHREVEL et REGER) permettent déjà de mieux comprendre les principales structures rencontrées chez les Grégarines, c'est pourquoi nous essaierons d'envisager les différences et les ressemblances qui peuvent exister entre ces sporozoaires et ceux que nous avons étudiés.

Après avoir indiqué les techniques utilisées, nous envisagerons donc dans un premier temps l'ultrastructure du développement des Gregarinidae, et plus particulièrement de Gregarina polymorpha et Gregarina steini, ensuite nous essaierons de comparer certains résultats obtenus ici avec ceux déjà connus.

- TECHNIQUE -

- Les techniques utilisées ici sont identiques à celles utilisées dans les investigations ultrastructurales courantes.

- La fixation a été effectuée soit à l'acide osmique seul soit à la glutaraldéhyde suivie d'une post fixation à l'acide osmique.

Comme tampon nous avons d'abord utilisé un tampon phosphate à pH 7,2 (selon Pallade) puis un tampon au cacodylate de sodium 0,1 N.

(Anderson) ajusté à pH 7. L'adjonction de sucrose en quantité variable suivant les tissus permet de rétablir la pression osmotique convenable.

- La déshydratation des pièces est effectuée soit à l'alcool éthylique suivi d'oxyde de propylène, soit à l'écétone.

- L'inclusion définitive dans l'épon ou l'araldite doit être conduite progressivement : le solvant, oxyde de propylène ou acétone, devant s'évaporer très lentement.

- Les coupes sont effectuées à l'ultramicrotome Sorval Porter-Blun. Elles sont recueillies sur grilles de 200 ou 300 mesh.

- Le contraste des préparations accru par l'emploi de l'acétate d'urane aqueux ou alcoolique suivi de citrate de Plomb (selon Reynolds).

- L'examen des échantillons a été fait au microscope Siemens Elniskop Ia.

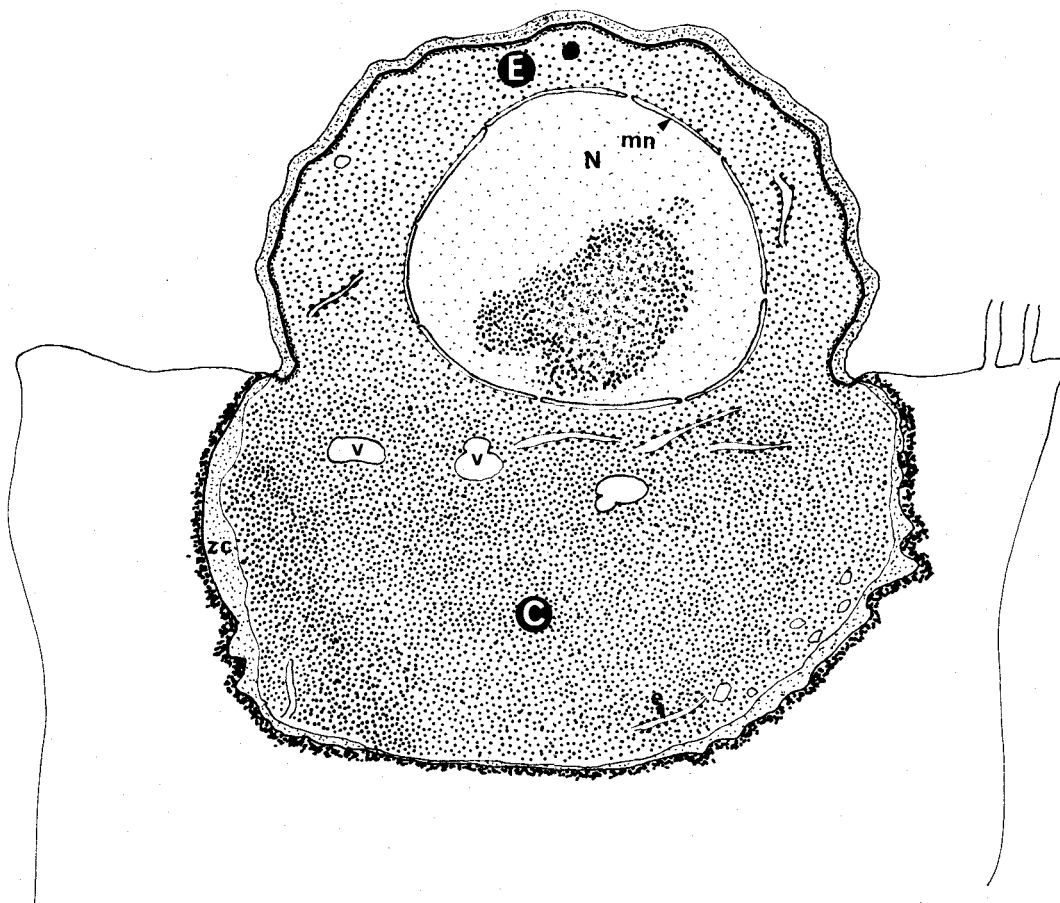


Fig. 1 Schéma d'une grégarine au stade 1. La longueur du parasite est de 4 microns environ. L'épimérite (E) est déjà formé. On trouve dans ce premier segment quelques vacuoles (v) et un peu d'ergastoplasme (e). Les ribosomes sont très abondants. La zone corticale (zc) est déjà présente.

Dans le corps du parasite (C) on peut voir le noyau (N) avec sa membrane (mn) typique. La paroi du protozoaire est formé de 3 membranes unitaires: il n'y a pas encore de plis.

RESULTATS -

A) Etude ultrastructurale du développement des Gregarinidae du Tenebrio molitor.

Malgré la présence de trois espèces différentes de Gregarinidae, nous avons pu reconstituer quelques unes des principales phases du développement de chacun des parasites. Il ne semble pas, au début de la croissance du trophozoïte, qu'il y ait de différences importantes entre chaque espèce. C'est pourquoi nous étudierons tout d'abord l'évolution des jeunes stades pour le genre Gregarina, et ensuite nous envisagerons les particularités propres à chacune des espèces.

Nous diviserons la période de croissance en un certain nombre de stades qui, du sporozoïte, nous amèneront au gamonte en syzygie. Cette division en différentes phases, fixées arbitrairement, est destinée à faciliter la compréhension du processus. C'est ainsi que depuis la pénétration du sporozoïte jusqu'à la formation du kyste nous envisagerons 6 stades : les deux étapes extrêmes, sporozoïte d'une part et gamétokyste d'autre part ne seront pas étudiées.

- Stade 1 - (Fig. 1)

Après l'implantation du sporozoïte, la portion intracellulaire de celui-ci se condense en une tête globuleuse qui donnera plus tard l'épimérite. A ce moment, la jeune Grégarine est à son minimum de longueur (4 μ) (LEGER et DUBOSCQ). Cette phase qui ne se rencontre que rarement, se retrouve en microscopie électronique d'une façon identique (Pl.I, fig 1 - 3). Pourtant cet aspect en "bissac" dont la portion externe plus petite contient le noyau et dont la portion intracellulaire forme l'épimérite, va bientôt se transformer par accroissement du "corps" de la Grégarine (6 μ).

L'ultrastructure de cette forme du stade 1 est très typique.

a) La membrane externe :

Celle-ci présente déjà tous les caractères de l'adulte si ce n'est l'absence de plissement (Pl. I, fig 2). Elle est formée d'un ensemble de 3 membranes, chacune de 80 Å d'épaisseur, constituées suivant le schéma classique de 2 feuilletts. La membrane la plus externe est séparée de la seconde par un espace clair assez important, tandis que la troisième semble accolée par un de ses feuilletts à la membrane moyenne, suivant le schéma déjà donné par VIVIER et SCHREVEL. Cette paroi repose sur une "lame basale" à peine visible. Pourtant, au niveau de l'implantation dans la cellule, la membrane se présente de manière fort différente : elle vient s'accoler avec la membrane cellulaire ce qui provoque une légère invagination de la paroi vers l'intérieur de la Grégarine, l'ensemble de ces membranes formant une sorte de bague située entre la portion externe et la portion interne des parasites. (Pl. IV, fig 8).

Dans l'épimérite par contre, la paroi se simplifie : vers l'extérieur on trouve deux membranes plus ou moins accolées, l'une provenant probablement de la Grégarine et l'autre de la cellule hôte ; il n'y a pas véritablement pénétration dans la cellule, la Grégarine repousse simplement la membrane cellulaire.

Vers l'intérieur du parasite, et limitée par une membrane simple provenant également de la Grégarine, se trouve une zone qui apparaît vide de toute inclusion et relativement réduite dans ce premier stade : c'est la "zone corticale".

b) Le cytoplasme :

A ce stade il présente un aspect très particulier : il est formé essentiellement de ribosomes en grande quantité. En outre, on peut y trouver quelques vacuoles de taille plus ou moins importantes

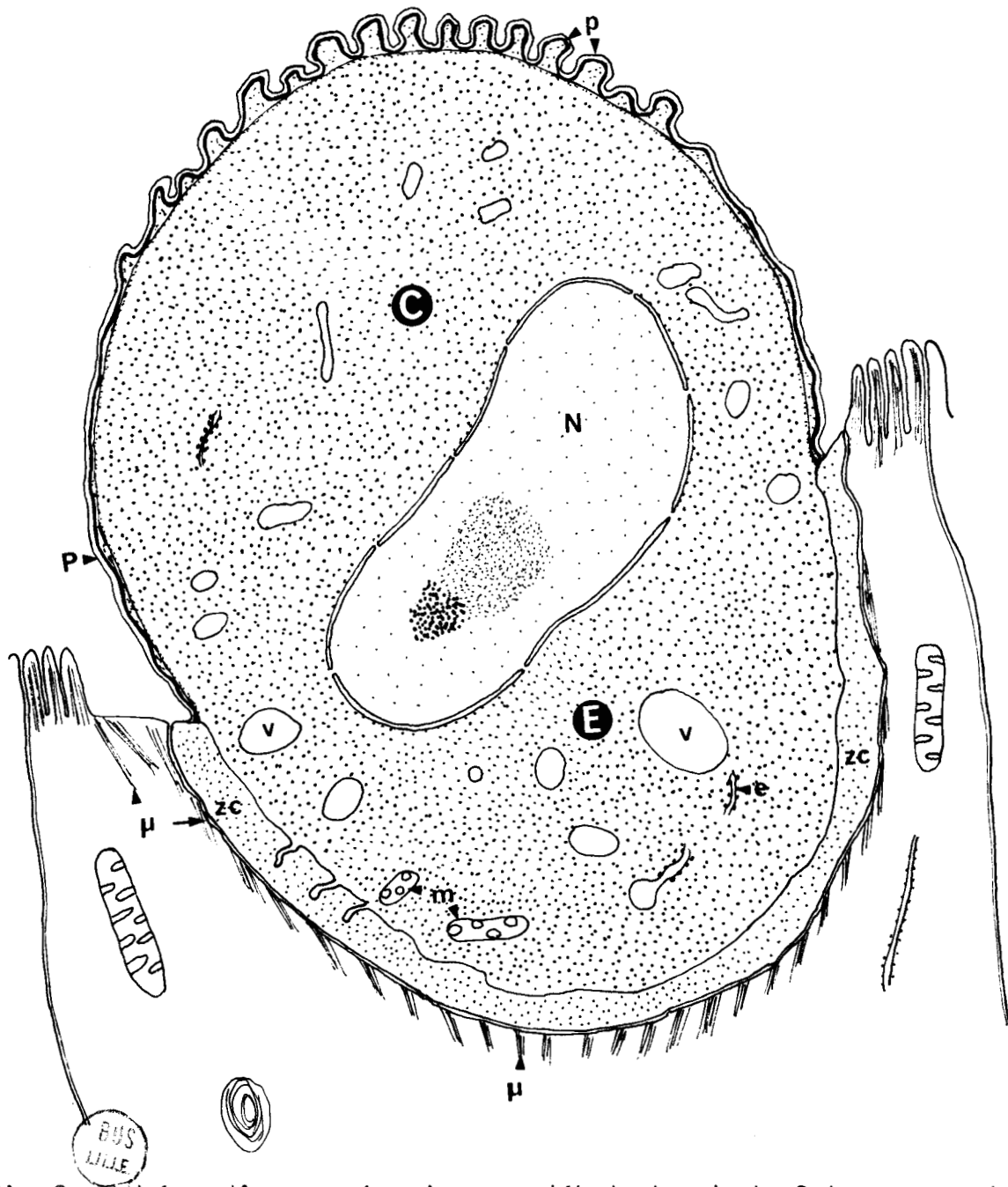


Fig.2 Schéma d'une grégarine au début du stade 2. Longueur du parasite: 8 microns environ.

On retrouve les mêmes éléments que précédemment: épimérite (E), corps du parasite (C), zone corticale (zc) ainsi que des vacuoles (v) et de l'ergastoplasme (e). A ce stade on voit des mitochondries (m) ainsi que les plis (p) de la paroi (P) du protozoaire.

Dans la cellule hôte, on distingue les "microtubules" (μ) qui parcourent les villosités intestinales. Ces "microtubules" se retrouvent au contact du parasite.

ainsi qu'un ergastoplasme très discret localisé soit dans l'épimérite, soit autour du noyau. Par contre, nous n'avons rencontré ni mitochondries ni appareil de Golgi, ni aucune inclusion de réserve.

Dès ce stade, et chez les 3 Grégarinidae étudiées, on ne rencontre aucune des structures observées par DESPORTES chez Stylocephalus africanus : conoïde, toxonèmes, formation paracristalline...

c) Le noyau :

Son enveloppe est semblable à celle des Métazoaires : elle est formée d'une double membrane percée de pores. Le feuillet externe est le plus souvent couvert de ribosomes tandis que le feuillet interne est simple. Le "nucléoplasme" est composé de fines granulations avec, vers le centre, un caryosome assez dense et relativement volumineux : on peut parfois y voir, au milieu, des amas de granules très opaques aux électrons. On n'y trouve jamais de chromatine typique ni au centre ni à la périphérie, son allure apparaît identique à celle décrite chez les Selenidium par VIVIER et SCHREVEL .

d) La cellule intestinale hôte :

Elle n'apparaît pas lésée, les villosités sont toujours présentes et l'on peut rencontrer à proximité du parasite, aussi bien des mitochondries typiques que de l'ergastoplasme ou des dictyosomes.

- Stade 2 - (Fig 2 et Fig 3)

A ce stade les jeunes trophozoïtes ont une taille comprise entre 8 et 15 μ . Ils vont à ce moment là prendre une forme caractérisée par un épimérite globuleux presque sphérique et un corps formant un dôme. (Pl. II fig 4 et 5 - Pl. III fig 6). On voit apparaître les premières inclusions cytoplasmiques ainsi que du paraglycogène. Le noyau, toujours situé dans le corps de la Grégarine, va commencer à se "vacuoliser".

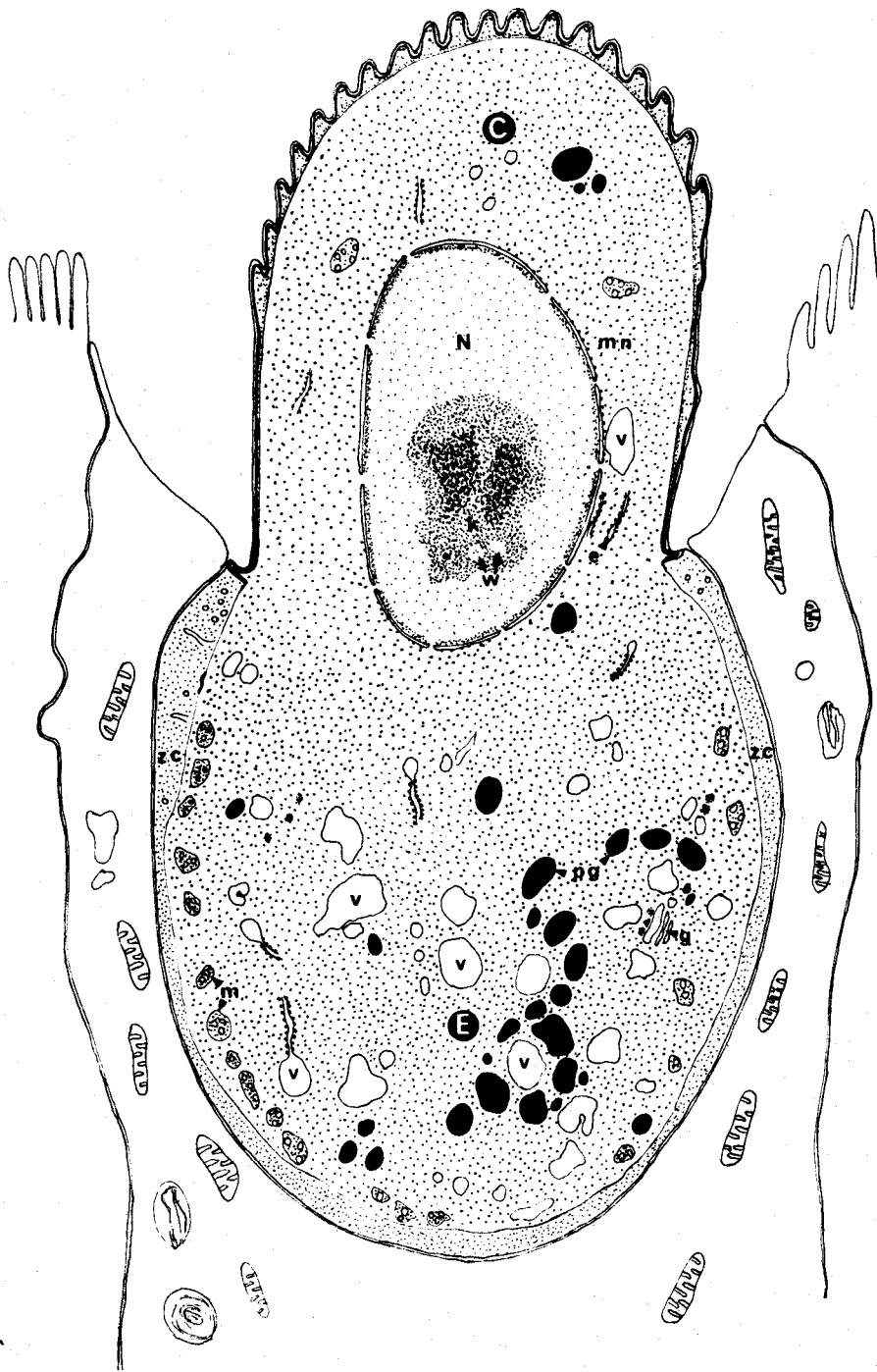


Fig.3 Schéma de Gregarina steini en fin de stade 2. Longueur du parasite 13 microns. Les organites cytoplasmiques sont très abondants au niveau de l'épimérite (E): paraglycogène (pg), mitochondries (m), dictyosomes (g), vacuoles (v) et ergastoplasme (e).

Le corps du parasite est occupé en grande partie par le noyau (N) dont le caryosome (k) commence à se "vacuoliser" (w).

La membrane de celui-ci se charge sur sa face interne de fibrilles (?) très fines.

a) La membrane externe :

La membrane proprement dite conserve une structure identique à celle du stade précédent : elle ne changera d'ailleurs plus jusqu'à la fin du développement, par contre la "lame basale" apparaît nettement. Elle pourrait jouer un rôle important dans l'apparition des plis qui se forment à ce stade. Ces plis qui vont s'individualiser progressivement, possèdent à leur extrémité des granules osmiophiles disposés sous la membrane la plus interne. Comme l'a montré VIVIER, (sous presse) il s'agirait de fibres parcourant l'extrémité des plis et disposées parallèlement à l'axe de la Grégarine.

On trouve également à l'apex de ces plis et située entre la membrane externe et la membrane moyenne une formation constituée de fins granules disposés en "arceaux", ces arceaux ont les jambes dirigées vers l'extérieur. (cf Fig 6).

Au niveau de l'épimérite qui continue à se développer, la "zone corticale" apparaît de plus en plus visiblement et l'on peut rencontrer des évaginations de la membrane interne : ces évaginations se trouvent d'ailleurs en plus grand nombre près de la "bague" épiméritique.

b) Le noyau :

Sa membrane reste typique, percée de nombreux pores, avec un feuillet interne qui se charge de granulations (cf Pl. XII fig 24). Le caryosome assez compact jusque là commence à se "vacuoliser", il apparaît vers la périphérie des zones dépourvues de granulations.

c) Le cytoplasme :

A ce stade apparaissent les premières inclusions : quelques mitochondries ainsi que des dictyosomes et des vacuoles ; progressivement on trouvera des substances de réserve sous forme de paraglycogène.

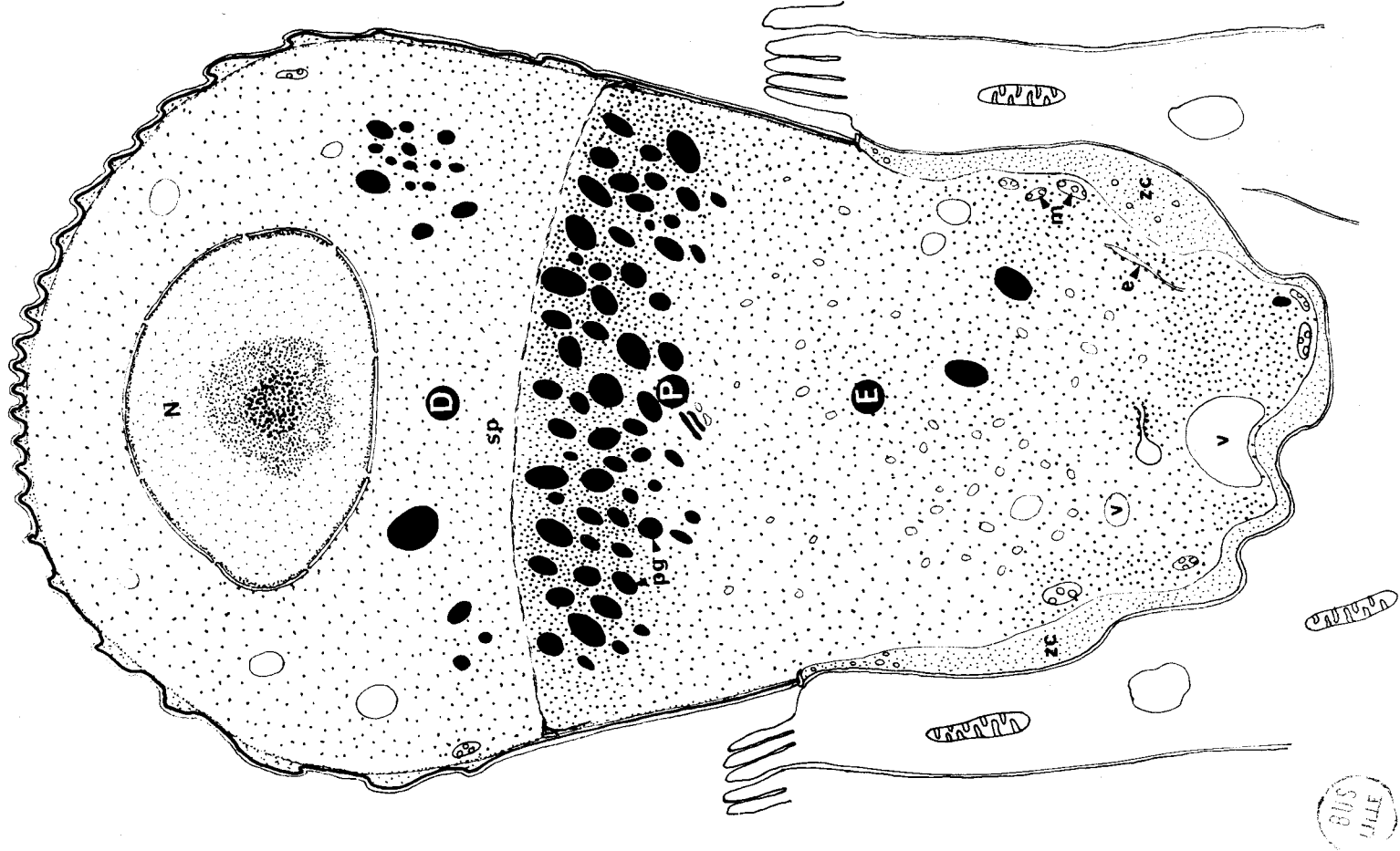


Fig.4 Schéma de Gregarina steini au stade 3 (20 microns).

Le septum protoméristique (sp) est apparu; à son contact on trouve dans le protomérite de nombreuses granulations de paraglycogène (pg). (mêmes légendes que précédemment).

Les mitochondries possèdent des invaginations ampouliiformes caractéristiques des Grégarines avec une matrice toujours très opaque aux électrons. On les rencontre surtout au niveau de l'épimérite contre la membrane interne.

Les dictyosomes se présentent sous forme d'un empilement de 3 ou 4 saccules entourées de petites vésicules : ils sont toujours petits, assez peu typiques.

Dans le corps de la Grégarine on retrouve les mêmes éléments, mais en faible quantité. L'ergastoplasme est toujours présent dans le jeune trophozoïte, le reste du cytoplasme est occupé par une grande quantité de ribosomes : l'épimérite, à ce moment là, semble plus riche en ce type de granulations que le reste du parasite.

d) La cellule hôte :

Celle-ci peut commencer à réagir à la présence de l'hôte. Les villosités ont parfois tendance à disparaître ; on peut également rencontrer quelques figures myéliniques caractéristiques de la dégénérescence. Cependant les organites habituels de ces cellules sont toujours présents et paraissent également intacts.

- Stade 3 - (Fig 4 et Fig 5)

Si, jusqu'à présent, le parasite pouvait être considéré comme étant formé de deux parties : l'épimérite, sensu-stricto, caractérisé par sa membrane et sa "zone corticale", limité par une "bague" du corps de la Grégarine (Pl. IV fig 8), à partir de ce stade 3 le "corps" du parasite va se trouver divisé par une cloison nouvellement formée : le "septum" qui délimite deux parties distinctes : le protomérite dans le prolongement de l'épimérite, et le deutomérite renfermant le noyau.

A partir de ce stade également les 3 segments de ces sporozoaires vont évoluer de manière fort différente et le "septum" jouera

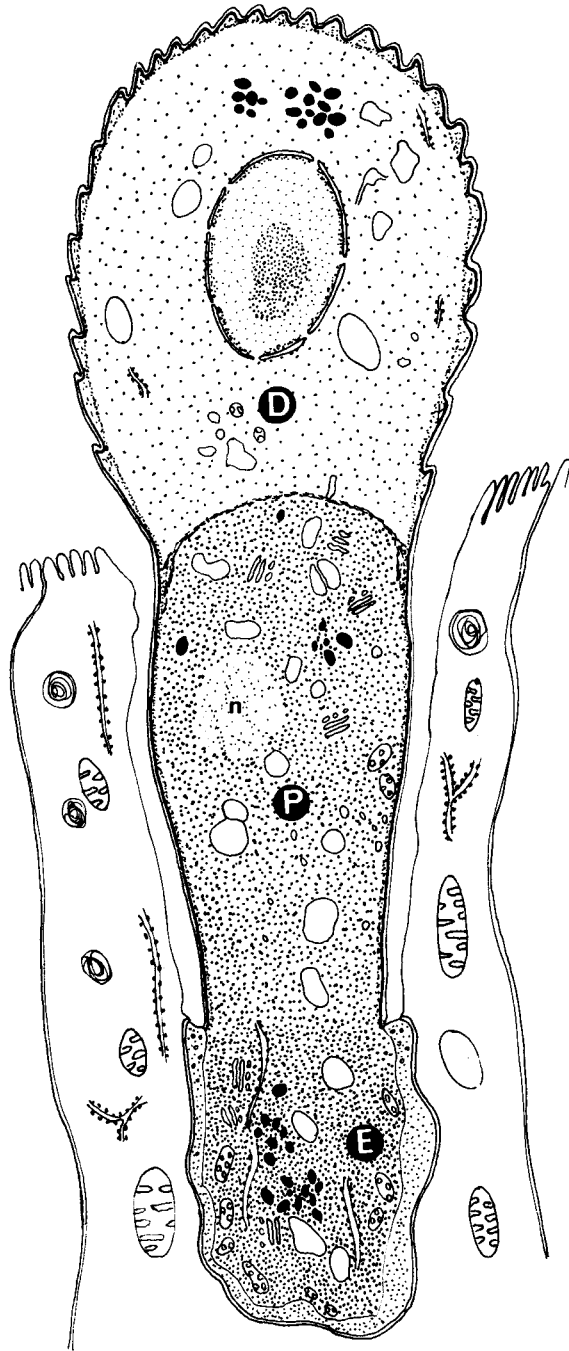


Fig.5 Gregarina steini en fin de stade 3 (longueur 35 microns).
Les 3 segments (D,P,E) sont nettement individualisés. On
remarquera la répartition des ribosomes et la présence du
"noyau protoméritique" (n).

également un rôle important.

a) La membrane externe :

Sa structure ne va pas changer, elle restera identique jusqu'à la syzygie. La "lame basale" atteint à ce stade sa taille définitive de 150 Å. On remarquera qu'au niveau du protomérite nouvellement formé, il n'y a pas encore de digitations (Pl. IV fig 9). Sur tout son pourtour, on rencontre quelques micropores et des petites vésicules à leur contact.

b) Le septum :

Si son origine ne nous est pas connue, il apparaît en tout premier lieu comme constitué de petites fibrilles formant une couche très peu épaisse, souvent discontinue. A ses extrémités elle paraît mourir contre la lame basale, sans qu'on puisse y voir de relations directes. Progressivement le septum va s'épaissir et former, chez l'adulte, une zone épaisse de 0,5 à 0,8 μ , avec une structure identique à celle déjà décrite par GRASSE et THEODORIDES puis BEAMS et Coll. (cf. Pl. XI fig 23).

c) Le cytoplasme :

Au fur et à mesure de la formation du septum, le cytoplasme va présenter un aspect particulier suivant qu'il s'agira de l'un des trois segments. Il s'opère progressivement une "ségrégation" des réserves.

Au niveau de l'épinérite le cytoplasme est très chargé en ribosomes, en mitochondries ainsi qu'en vacuoles. On y rencontre également quelques grains de paraglycogène. La localisation des mitochondries reste toujours la même : contre la membrane interne.

Le protomérite, quant à lui, nouvellement différencié, va présenter un contenu assez particulier ; à partir de la formation du

septum on trouve une grande quantité de grains de paraglycogène qui paraissent se stocker à ce niveau. Un peu plus tard, par contre, le nombre de ces granulations se réduit.

Dans le deutomérite, qui continue à se développer, on rencontre quelques rares mitochondries ainsi que des granulations de paraglycogène qui s'accumulent en paquets; quelques vacuoles et de l'ergastoplasme sont également présents à ce niveau.

d) Le noyau:

Sa croissance se continue, tandis que le caryosome devient hétérogène à sa périphérie surtout. La face interne de sa membrane est plus chargée en granulations qui vont bientôt se présenter sous une forme caractéristique (cf. Pl. XII fig 25).

e) La cellule hôte :

Celle-ci ne semble pas se lyser. On peut cependant à ce stade y rencontrer des figures myéliniques autour de l'épimérite du parasite.

-Stade 4 -

La suite du développement du trophozoïte est plus simple. Il va être marqué par plusieurs phases particulières:

- la fin de la croissance du trophozoïte caractérisée par l'"épanouissement" de l'épimérite.
- le céphalin qui se détache de l'épimérite pour mener une vie libre dans la lumière intestinale de l'hôte.
- le gamonte qui s'accouple avec un partenaire pour former une syzygie.

A partir de ce stade également vont apparaître des différences spécifiques, différences marquées tout d'abord par l'évolution de l'épimérite, puis par la forme de la Grégarine. Nous envisagerons donc les 2 stades suivants : le stade 4 avec un épimérite bien développé, et le stade 5

à partir du décrochement du parasite. Nous étudierons ensuite la syzygie.

a) Les épimérites :

Il faut à partir de ce moment considérer chacun des épimérites suivant qu'il s'agira de l'une des trois Gregarinidae du Tenebrio molitor.

α)- L'épimérite chez Gregarina Steini (Pl. V fig 10)

Chez cette espèce l'épimérite est globuleux, presque sphérique avec parfois des indentations. Signalons tout de suite que cet épimérite est plus petit que le protomérite et qu'il est seul enfoncé dans la cellule. L'interprétation de LEGER et DUBOSCQ à propos de cette espèce, s'explique si l'on remarque que la cellule hôte se "tasse" sur elle-même entraînant le jeune parasite qui se trouve alors en partie engagé entre les cellules épithéliales.

La structure de cet épimérite est simple : une membrane externe accolée à la membrane cellulaire délimitant une petite "zone corticale", et vers l'intérieur une autre membrane. Cette zone intermédiaire ne contient pas d'inclusions, on n'y voit que quelques très petites granulations ainsi que des digitations provenant de la membrane interne. Ces digitations, particulièrement visibles au niveau de la "bague", paraissent assez nombreuses.

Plaquées contre la membrane interne, se trouvent de nombreuses mitochondries. Celles-ci sont du type classique chez les Grégarines : crêtes ampouliiformes, avec matrice dense. Leur taille est relativement faible 0,2 à 0,3 μ . Vers le centre de l'épimérite on rencontre quelques vacuoles, au contenu le plus souvent clair. Quelques membranes d'ergastoplasme et de très nombreux ribosomes remplissant tout le cytoplasme. Enfin, en plus de ces différents types d'inclusions, se trouvent

BUS
LILLE

quelques granulations de paraglycogène.

La présence de ces différents types d'organite dénote une grande activité physiologique : ce point sera envisagé plus loin.

β)- L'épinérite chez Gregarina polymorpha -

(Pl. IV fig 7)

Chez cette seconde espèce, l'épinérite présente un aspect différent il peut d'ailleurs avoir plusieurs formes : soit en doigt de gant (Pl. VI fig 11), dans ce cas il est allongé et pénètre loin dans la cellule hôte ; soit digité (Pl. VII fig 12) : il présente alors plusieurs évaginations qui peuvent s'enfoncer assez loin également. (Pl. III fig 6).

Par contre, la structure de ces deux formes est identique et n'est pas sans rappeler celle de l'espèce précédente.

L'épinérite est limité à l'extérieur par une membrane simple accolée à la membrane cellulaire, sous laquelle se trouve une "zone corticale" séparée du cytoplasme par une unique membrane. Cette zone intermédiaire prend ici une assez grande extension, mais sa structure est identique à celle décrite précédemment : quelques granulations, ainsi que de nombreuses digitations provenant de la membrane interne.

Le cytoplasme, là encore, renferme de très nombreuses mitochondries, ainsi que de nombreux ribosomes, des vacuoles et également du paraglycogène, quelques formations ergastoplasmiques, mais pas de dictyosomes visibles.

Cette structure est très proche de celle décrite précédemment à propos de Gregarina steini, l'allure seule change. Par contre, la cellule semble moins lésée, la hague de fixation est située à la base des villosités et la cellule hôte présente un aspect assez voisin des autres cellules intestinales.

γ)- L'épimérite de Gregarina cuneata - (Pl.VIII
fig 13)

Sur cet épimérite, nous n'avons que peu de renseignements. Sa forme est beaucoup moins marquée que pour les espèces précédentes, le parasite ne s'enfonce que très peu dans la cellule hôte. La membrane externe plaquée à la membrane cellulaire possède une allure particulière : elle émet de petites évaginations, formant comme de très petites racines. Très souvent également, on trouve contre la membrane cellulaire de fins "tubules" provenant sans doute de la cellule hôte.

La zone corticale peu épaisse est fort chargée en fines granulations. A l'intérieur de la partie épiméritique se rencontrent de nombreuses vacuoles de grande taille parfois, ainsi que des mitochondries, des ribosomes et du paraglycogène.

De cette description des différents types d'épimérite deux points sont à remarquer :

- Leur diversité de formes, chaque espèce possède un épimérite caractéristique : globuleux, allongé, digité ou plat dans le dernier cas.

- Leur unité de structure ; en effet chez ces trois espèces de Gregarinidae on rencontre une même bague d'accrochage dont la structure semble identique ; partout une même zone corticale, plus ou moins importante, mais ne renfermant aucune inclusion.

De grosses mitochondries d'aspect semblable sont présentes chez les 3 Grégarines, une grande richesse en ribosomes, des vacuoles et de l'ergastoplasme. Enfin, il y a du paraglycogène dont la présence au niveau de l'épimérite, comme chez Stylocephalus africanus, est assez curieuse.

b) Les Protomérites :

Ici encore, bien qu'on puisse faire des distinctions suivant l'espèce envisagée, les protomérites présentent une unité de structure assez flagrante.

Signalons tout de suite que chez Gregarina stani, contrairement aux deux autres espèces, le protomérite n'a jamais de plissements épicytaires, peut-être sa position entre les cellules épithéliales explique-t-elle ce fait. (cf Pl. IV fig 9).

Son cytoplasme apparaît dans les premiers temps toujours fort chargé en réserves et en organites : paraglycogène et ribosomes en abondance, présence de quelques grosses mitochondries ainsi que dictyosomes. Pourtant, l'évolution de ce segment est très nette. Si au début ce protomérite n'apparaît que comme un élément situé dans le prolongement de l'épimérite, possédant les mêmes types d'inclusions que lui, bientôt il va se développer pour jouer au moment du décrochement de la cellule hôte un rôle certainement fort différent.

Cette évolution est marquée, entre autres, par l'apparition d'une zone néoformée ; le "chromidium" ou noyau protoméritique: (cf Pl. XI fig 21 et 22), qui apparaît tout d'abord chez certains individus comme une zone très pauvre en inclusions. Bientôt cette zone commence à se charger en granulations du type ribosomes et on y trouvera à sa périphérie des mitochondries ainsi que du paraglycogène. Ce chromidium se présentera, en fin d'évolution, comme une plage bourrée de granules d'A.R.N..

Parallèlement à cette évolution, on voit apparaître dans ce segment de nombreuses inclusions de paraglycogène avec des mitochondries.

Ce protonérite en outre, est limité à une extrémité par le septum : celui-ci continue à se développer et semble entourer le contenu protonéritique (cf Pl. XI fig 23), il peut d'ailleurs s'enfoncer assez loin sur chaque côté pour venir mourir au niveau de la lame basale épicytaire. On peut voir que ce septum, en se rapprochant de la membrane, émet en direction de celle-ci de nombreux filaments. L'évolution particulière de ce septum permet d'envisager la présence de deux zones dans le cytoplasme : l'endoplasme et l'ectoplasme. Ce point sera précisé plus loin.

c) Le deutomérite :

Il va pendant cette phase se charger progressivement en granulations de paraglycogène. A l'intérieur du cytoplasme on rencontrera de nombreux dictyosomes ainsi qu'un peu d'ergastoplasme. Les ribosomes sont présents mais leur densité est beaucoup moins importante que dans les deux segments antérieurs.

A la périphérie, on peut rencontrer quelques mitochondries, celles-ci sont toujours petites ($\approx 0,1\mu$).

Outre ces divers organites on trouve également des vacuoles au contenu le plus souvent clair. Certaines d'entre elles apparaissent formées à partir du reticulum endoplasmique (Pl. XII fig 27). Cependant la membrane entourant ce deutomérite est parfois percée de pores au niveau desquels semblent se former de petites vésicules. Entre les plis on peut voir également la membrane externe former des "sphérules" (Pl. IX fig 15 - 16- 17).

d) Le noyau :

A partir de ce stade on le retrouve dans la région postérieure du deutomérite. La membrane présente sur sa face interne des granulations et des fibrilles, tandis que l'externe, parfois en communication avec

l'ergastoplasme, peut être recouverte de ribosomes (Pl. XII fig 25).

Le caryosome quant à lui se vacuolise de plus en plus à sa périphérie : la zone dense centrale est toujours présente. A l'extérieur de ce noyau par contre, on rencontre souvent, près de la membrane, une grande quantité de ribosomes associés en chaîne (Pl. XII fig 26). Ces polysomes semblent traduire l'activité de ce noyau dont on sait qu'il ne contient plus d'A.D.N., décelable histochimiquement.

- Stade 5 -

Cette dernière phase de la vie du trophozoïte va voir s'effectuer le détachement de la jeune Grégarine de la cellule hôte parasitée. Le processus de détachement, processus certainement complexe, s'effectue sans doute à un moment déterminé du développement du parasite.

On voit tout d'abord apparaître entre l'épinérite et le protomérite une "zone amorphe" (Pl. VIII fig 14). Cette zone qui semble se former au niveau de la "bague" de jonction entre les deux premiers segments va isoler complètement la Grégarine de son épimérite, on n'y trouve aucune inclusion ni organite, seulement quelques fines fibrilles d'un type identique à celui rencontré chez Sycia inopinata.

L'épinérite va alors se "condenser" : la "zone corticale" s'amenuise, elle devient plus dense aux électrons : certaines inclusions situées entre cette zone et la zone amorphe restent en place : il n'y a plus apparition ni de paraglycogène ni de vacuoles ; chez Gregarina polymorpha en particulier l'épinérite semble être rejeté par la cellule hôte ; tout ce segment, en fin de processus, ne forme plus qu'une petite zone située sous la bague protoméritique.

Lorsque les parasites atteignent ce stade du détachement ils ont une taille comprise entre 45 et 80 μ . A ce moment là l'épimé-

rite ne semble plus "adhérer" à la cellule hôte.

A partir de la formation de la zone amorphe, le protomérite également va subir une curieuse évolution.

Alors que jusque là nous avons vu dans l'endoplasme de ce segment de nombreux grains de paraglycogène, ceux-ci vont se faire de plus en plus rares. On verra à leur place apparaître des granulations denses aux électrons plus petites que le paraglycogène (0,1 à 0,2 μ) et qui semblent "envahir" ce segment. Lorsque la Gregarine se détache, le protomérite en est rempli, et on ne rencontre que quelques granulations de paraglycogène plus ou moins plaquées contre le septum.

Au niveau du deutomérite, on observe peu de changement ; le paraglycogène est toujours présent en grande quantité. Les grains sont assez gros, jusqu'à 1,5 μ , et on peut les trouver en abondance au pôle postérieur du segment, entourés de plus souvent de ribosomes.

A la partie postérieure le plus souvent se trouve le noyau avec sa double membrane dont la face interne est chargée de fibrilles disposées en arceaux, la face externe étant parfois recouverte de ribosomes, le caryosome présente toujours ses "vacuoles".

Les Grégarines au stade 5, après le détachement de la cellule hôte, ne vont plus subir d'évolution particulière : leur croissance se continue et bientôt les céphalins vont s'accoupler de façon fronto-caudale et rentrer en "syzygie". Pour certains auteurs cependant, GÖHRE par exemple, il y aurait syzygie avant même le détachement du gamonte antérieur. Aucune observation ultrastructurale ne vient confirmer ce fait. L'examen des couples in vivo ne montre que très rarement la trace de l'épinérite au niveau du primate ou alors il paraît très petit et ne semble plus être fonctionnel.

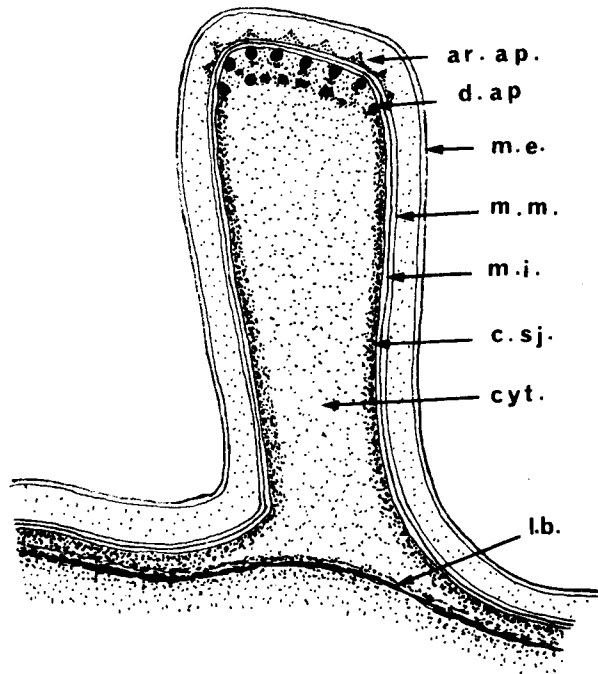


Fig.6 Schéma montrant la structure d'un pli épicytaire en coupe transversale.

l b : lame basale

cyt : cytoplasme épicytaire

c sj : couche dense sous-jacente à la membrane interne

m i : membrane interne

m m : membrane moyenne

m e : membrane externe

d ap : densification apicale

ar ap : arceaux apicaux

- Stade 6 -

Les individus qui vont maintenant s'accoupler possèdent une structure identique à celle décrite précédemment : avec un épicyte typique chez les Grégarines (Fig 6) et un gradient antéro-postérieur des organites de réserve : le paraglycogène se trouvant surtout au niveau du deutomérite, alors qu'à la partie antérieure on trouve surtout des "grains denses".

a) La syzygie normale -

La syzygie, telle qu'elle apparaît chez Gregarina polymorpha semble se dérouler en plusieurs étapes. Elle est marquée essentiellement par des transformations affectant le protonérite de l'individu postérieur du couple.

Dans un premier temps, les deux partenaires viennent s'accoler en position fronto-caudale, l'individu postérieur étant plus petit que l'individu antérieur. A la zone de contact on aperçoit tout d'abord un simple accollement des digitations et, comme l'a remarqué DESPORTES : " elles sont plus élevées dans la rangée correspondant à la partie postérieure du primate qu'à la partie antérieure du satellite".

Bientôt la partie du protonérite en contact avec le primate va subir une modification importante ; il se transforme et se développe, pour former une sorte de coupe qui vient se plaquer contre le deutomérite. (Pl. XIV fig 31). Cette importante transformation s'accompagne de modifications touchant l'épicyte et la zone fibrillaire sous jacente.

Si la formation de la "coupe" n'est pas un phénomène absolument immédiat, il n'en est pas moins rapide. La zone de jonction des deux gamontes qui au départ est relativement petite va s'accroître

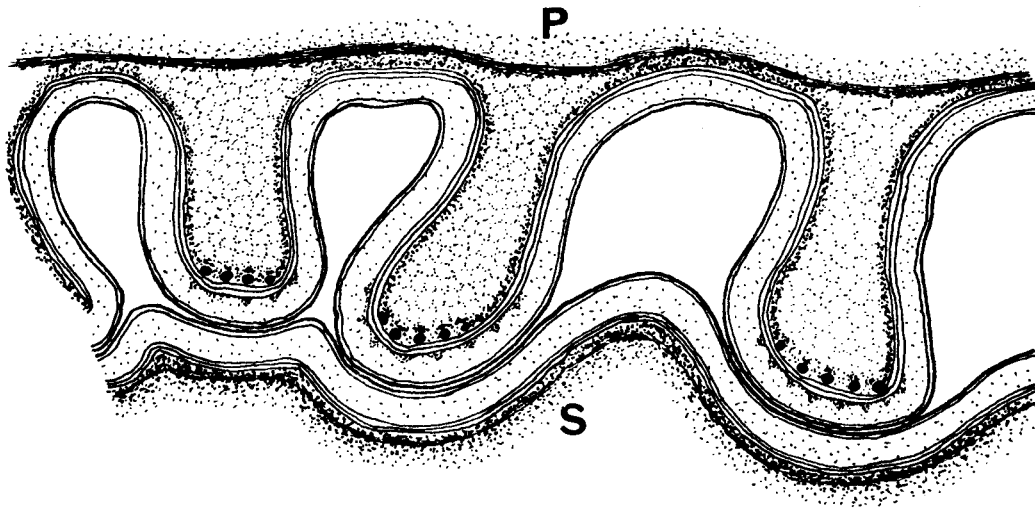


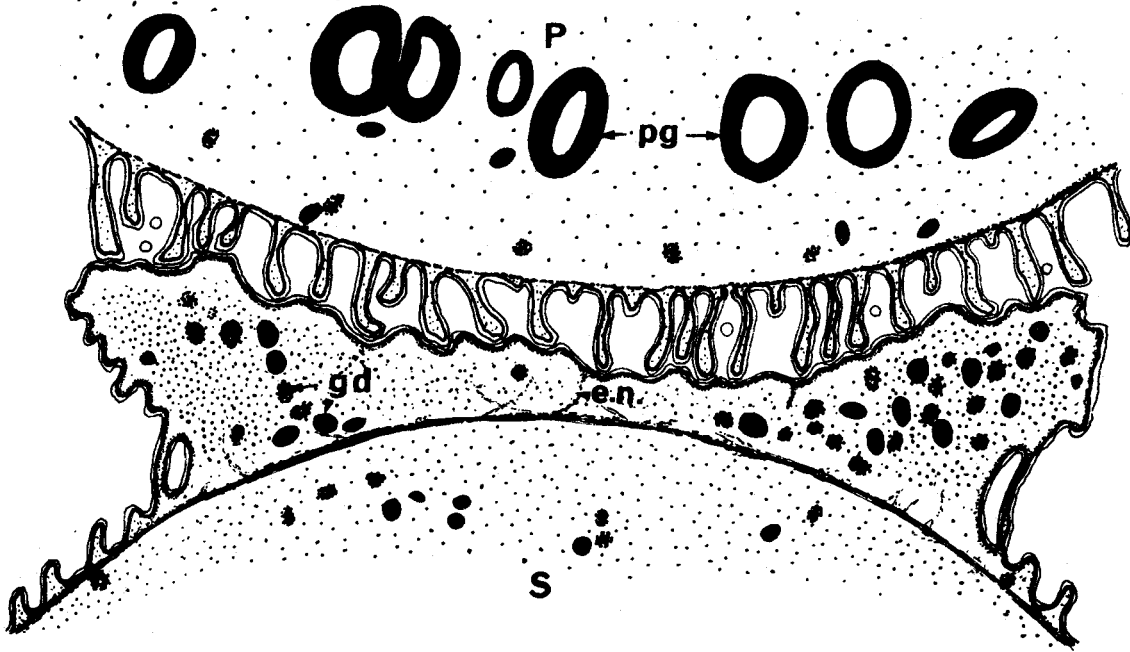
Fig.7 Schéma montrant l'épicyte de deux individus en syzygie.
La structure de l'épicyte du Primate (P) apparait identique
à celle décrite précédemment; celle du Satellite (S) ne présente
plus ni densifications apicales, ni arceaux apicaux, ni lame
basale.

et le protomérite semble s'étendre de chaque côté de cette région. En même temps les plissements disparaissent pour former une membrane à peu près unie qui vient se placer contre les digitations du primate (Pl. XIII fig 29). Ce développement produit alors un décollement de la zone fibrillaire et laisse apparaître une zone nouvelle. Cette couche fibrillaire garde en partie sa position primitive et émet vers la basale de petites fibrilles semblables aux "ectoplasmic network". (BEAMS et Coll.).

A l'intérieur de cette zone néoformée on voit apparaître progressivement des inclusions en nombre important : ce sont des inclusions petites et opaques aux électrons, identiques aux grains denses déjà rencontrés dans le protomérite, nous n'avons jamais trouvé dans cette zone de paraglycogène typique.

La membrane de jonction subit quelques modifications au fur et à mesure que la syzygie se déroule. Plus ou moins uniforme au début, (Pl. XIII fig 28), épousant le contour des digitations du primate, elle continue à se développer et va bientôt former de petites invaginations (Pl. XIII fig 30) qui progressivement se développent en donnant de profondes "crevasses" (Pl. XV fig 32-33). Au niveau de l'épicyte également apparaissent des transformations, à partir des digitations typiques on voit progressivement les plis disparaître, la basale se plaquer aux membranes, et plus tard on ne retrouvera même plus les fibres osmio-
philes, ni les "arceaux" internembranaires (Fig 7). Par contre, on y rencontre fréquemment de nombreux pores identiques à ceux déjà décrits chez d'autres Grégarines. Nous n'avons jamais observé de communications directes entre chaque partenaire.

Enfin il faut remarquer la présence de sphérules entre chaque individu ; ces sphérules dont nous avons précédemment signalé la présence, semblent limités par une membrane très fine.



BUS
LILLE

Fig.8 Schéma du protomérite et de la "coupe protoméritique" d'un Satellite (S). On remarquera la présence des "granules denses" (gd) ainsi que des "ectoplasmic networks" (ecn).

On notera également au niveau du Primate (P) la présence de grosses granulations de Paraglycogène (pg).

Elles sont transparentes aux électrons. Elles ne sont pas caractéristiques de la syzygie, mais leur rôle dans ce processus ne peut pas être exclu. On les trouve ici en grand nombre entre les plis épicytaires et surtout au niveau des invaginations chez les couples âgés.

b) Un cas particulier : la syzygie multiple -

(Pl. XVI fig 36)

Cet aspect de la syzygie, bien connu dans un certain nombre d'espèces, résulte d'un accouplement d'un individu antérieur (primate) avec plusieurs individus postérieurs (satellite).

En ultrastructure, au niveau de la zone de jonction, les transformations subies par les deux satellites sont identiques à celles observées dans le cas de syzygie simple : accroissement de la région apicale, décollement de la zone fibrillaire, invaginations de l'épicyte, présence de nombreuses sphérules entre les partenaires.

Dans le cas observé, la zone de contact des deux satellites ne présente aucune modification comparable à celles observées avec le primate.

Il n'y a aucune communication directe entre les deux gamontes contrairement au schéma de NELSON et SMITH.

B) Caractères particuliers du développement des Gregarinidae.

Après la description des principaux stades du développement des Gregarines du Tenebrio molitor, il est intéressant d'envisager d'un point de vue plus général quelques uns des principaux aspects rencontrés et de les confronter avec certains résultats déjà connus.

1) La phase initiale -

Examinons la phase initiale de pénétration du sporozoïte dans la cellule hôte. Nous en connaissons maintenant sa structure : l'étude faite par DESPORTES chez Stylocephalus africanus nous permet de supposer que chez les Gregarinidae l'ultrastructure du sporozoïte est identique à celle d'autres sporozoaires : de forme allongée avec à son extrémité antérieure un "conoïde" ainsi que des "toxonèmes" qui parcourent tout le cytoplasme. Cependant, il est curieux de remarquer que chez les espèces que nous avons étudiées, dès le premier stade (4μ) - (Pl. I fig 1 et 3), on ne retrouve aucune trace de ces formations, alors que chez le Stylocephalus africanus elles existent chez des individus dont la taille est nettement plus élevée (15 à 20μ) et que chez un Selenidium ces mêmes formations sont présentes dans l'épimérite de l'adulte (SCHREVEL : sous presse). Aussi, dans le cas des Gregarinidae, il faut supposer que ces structures ont disparu très tôt.

La pénétration du sporozoïte dans la cellule hôte s'effectuant d'une façon identique à celle du Stylocephalus, nous savons également (LEGER & DUBOSCQ) qu'il va s'y enfoncer à moitié, puis, que le noyau, à l'origine dans la moitié postérieure, va migrer dans l'autre moitié quelques temps après et qu'enfin il va revenir à sa position primitive. C'est à ce moment là seulement que la jeune Grégarine possède la structure que nous avons étudiée au stade 1.

Pendant cette première phase il y a donc eu transformation des principaux organites apicaux et sans doute des mitochondries qui, très importantes en taille au début, semblent avoir plus ou moins disparues au stade 1. En plus, il y a eu fixation du parasite à son hôte avec apparition d'une "bague de jonction" et élaboration de l'épinérite. Pourtant il y a ici un phénomène particulier, au niveau de la membrane : si l'on admet avec LEGER & DUBOSCQ que le sporozoïte s'enfonce dans la cellule hôte, a priori la membrane externe doit être identique dans les deux premiers segments : épinérite et deutomérite, ce qui n'est pas le cas ici. En effet, aussi bien au début de la croissance que plus tard, on distingue deux membranes pour l'épinérite et trois sur le reste du corps.

Plusieurs hypothèses peuvent être avancées pour expliquer ce fait.

Si le sporozoïte possède une membrane identique à celle de l'adulte, elle est alors constituée d'un ensemble de 5 feuilletts formant 3 membranes unitaires. Au moment de la pénétration, l'une de ces membranes s'interrompt et seules les deux autres formeront l'épinérite.

Par contre le sporozoïte pourrait présenter une enveloppe différente, formée seulement des deux membranes qui vont concourir à l'élaboration du premier segment : la troisième n'apparaissant que plus tard.

Si l'on admet la similitude de structure avec les coccidies, par exemple, chez lesquelles, comme l'indique HENNERE "la paroi du parasite est constituée de trois membranes classiques (...) chacune d'elles étant formées de deux feuilletts denses séparés par un espace clair", la première hypothèse est à retenir. La photo publiée par REGER chez une Grégarine de Balanus tintinnabulum, renforce également cette

hypothèse puisque l'auteur interprète la membrane du sporozoïte comme étant formée d'une "unit membrane" sous laquelle se trouveraient des vésicules très aplaties formant par suite de l'écrasement de ces vésicules et accollement des feuillettes internes, une enveloppe formée de trois membranes.

Cependant DESPORTES indique que chez le sporozoïte de Stylocephalus on ne trouve que deux membranes, à doubles feuillettes, disposées de part et d'autre d'une zone amorphe plus large.

Or, dans le cas des Gregarinidae, dès les premiers stades on trouve 3 membranes dont les 2 plus internes sont accolées (Pl. I fig 2).

Si donc nous admettons l'hypothèse des trois membranes, il faut que l'une d'entre elles disparaisse au niveau de la bague de jonction : si c'est la plus externe, les deux plus internes dans ce cas se décolleraient pour former la "zone de transit".

Il semble donc y avoir "remaniement" des membranes au niveau de l'épimérite, comme l'ont déjà remarqué SCHREVEL et VIVIER à propos du mucron de Lecudina pellucida.

Ainsi chez le jeune trophozoïte du stade 1, on peut distinguer deux parties fort différentes : le "corps" de la Grégarine entouré d'une enveloppe à 3 membranes, et l'épimérite avec un ensemble de 2 membranes. Entre ces deux segments une "bague" de jonction au niveau de laquelle vient s'imbriquer la membrane de la cellule hôte. Cette différence existant entre les membranes des deux segments confère peut-être à l'épimérite et au proto-deutomérite des rôles différents.

2) La membrane de la cellule hôte -

Nous avons dit précédemment qu'au niveau de l'épimérite, il y avait juxtaposition de deux membranes : l'une provenant du para-

site, et l'autre de la cellule épithéliale ; en effet il n'y a pas de portion intracellulaire. Bien que l'hypothèse de parasitisme intracellulaire soit connu chez les Grégarines où l'on en a décrit certains exemples (Stenophora juli, Gigaductidae ...) il ne faudrait pas extrapoler ici à l'épimérite : celui-ci n'apparaît jamais dans le genre Gregarinidae, comme pénétrant dans le cytoplasme de la cellule hôte.

On sait en effet, qu'à l'intérieur des villosités intestinales se trouvent de très fins "tubules" partant de l'apex des villosités pour se perdre au sein du cytoplasme cellulaire. Chez le Tenebrio molitor que nous avons examiné, ces tubules existent et sont très visibles ; lors de la pénétration du sporozoïte, si la membrane cellulaire est rompue, ces tubules ne peuvent se trouver que de part et d'autre du parasite, or l'examen des stades 2 ou 3, Grégarines de 10 à 20 μ (Pl. II fig 4 -5, Pl. III fig 6), montre très nettement la présence de ces "microtubules": les villosités se déplissent entraînant avec elles ces formations.

Outre ce fait, la présence de ces tubules indique également qu'il n'y a pas d'attaque de la part du parasite comme c'est le cas chez Lecudina pellucida où le "mucronjoue un rôle de suçoir et provoque une digestion de l'épithélium intestinal" (SCHREVEL et VIVIER).

3) L'épimérite -

Après la pénétration du sporozoïte, et la transformation de cette formation, il apparaît deux zones : l'épimérite avec sa membrane caractéristique et le "proto-deutomérite" formant le corps de la Grégarine.

L'épimérite que nous étudierons tout d'abord, va être caractérisé au cours de son évolution par le fait qu'il semble présenter une très intense activité. Nous pouvons tout d'abord remarquer que,

durant la croissance du trophozoïte, il n'apparaît aucune cloison entre l'épimérite et le reste du trophozoïte. Ce fait rejoint les observations ultrastructurales de BEAMS et ANDERSON (in Pitelka 1963) sur Gregarina rigida, SCHREVEL et VIVIER (1965) sur Sycia inopinata, DESPORTES sur Stylocephalus africanus (1967) et celles en microscopie photonique de O.G. HARRY (1965) sur Gregarina garnhami et ORMIERE sur Leidyana peregrinata (1967).

Les différents types d'inclusions qui vont apparaître au cours de la croissance sont autant d'indices démontrant un métabolisme actif au niveau de ce segment. (Pl. IV fig 7, Pl. V fig 10, Pl. VI fig 11, Pl. VII fig 12, Pl. VIII fig 13).

Tout d'abord il y a présence en très grande quantité de ribosomes, présence soupçonnée depuis longtemps, puisque l'on sait que l'épimérite est très pyroninophile ; puis apparition de grosses mitochondries ainsi que du paraglycogène. On observe également un développement du reticulum endoplasmique qui peut se trouver en continuité avec des vacuoles (Pl. XII fig 27) et un grand nombre de vacuoles qui faciliteraient comme chez les végétaux, le transit de l'eau et de substances dissoutes. (SCHREVEL & VIVIER).

Pourtant on ne retrouve pas ici un réseau vacuolaire identique à celui rencontré chez d'autres espèces, ce qui nous amène à penser que le matériel apporté par ces vacuoles peut être utilisé sur place, c'est à dire au niveau même de l'épimérite. Quelles^{qu'} soient, d'ailleurs, les étapes de ce métabolisme, on est en droit de penser qu'il aboutit en partie à la formation du paraglycogène.

Cette hypothèse est renforcée par de nombreux faits : ces grains sont toujours situés dans des régions très riches en granules R.N.P. et en lamelles ergastoplasmiques : comme a pu l'observer HENNERE chez la coccidie Coelotropha durchoni ; on retrouve également du

paraglycogène accolé à des mitochondries chez d'autres sporozoaires. (Myriosporides amphiglenae - HENNERE 1966).

Dès lors il semblerait que l'une des fonctions de cet épimérite soit la formation ou l'utilisation de ce paraglycogène.

Le rôle dans la nutrition nous paraît cependant plus vraisemblable, mais nous nous trouvons alors devant une alternative : ou bien l'épimérite puisant dans la cellule hôte les matières premières va s'en servir pour élaborer de polysaccharide, ou bien les constituants de ce corps sont absorbés dans les autres segments, et ils se trouvent métabolisés dans le premier. L'hypothèse initiale apparaît comme plus rationnelle. En effet on sait que chez les sporozoaires le paraglycogène est la forme essentielle de réserve et comme l'a montré CORBEL il va servir au cours de l'élaboration des gamètes comme source d'énergie ; or, pendant le développement deux faits confirment ce rôle de l'épimérite : tout d'abord au moment de la formation du septum celui-ci jouant le rôle de "barrière", on verra alors s'accumuler le paraglycogène en deça de ce septum (cf Fig 4) ; il semble bien alors qu'il y ait interruption du transit de ces granulations, de l'épimérite vers le deutomérite : ce paraglycogène se formerait au début tout au moins, au niveau de l'épimérite. Ensuite lorsque le futur gamonte se détache de la cellule hôte, après apparition de la "zone amorphe" qui semble être un obstacle infranchissable pour toutes granulations, le protomérite se charge progressivement de "granules denses" et le paraglycogène semble alors disparaître complètement (Pl. VIII fig 14). Or, depuis les travaux de GÖHRE on sait que chez l'individu libre, c'est au niveau du protomérite surtout que s'effectue la nutrition ; on peut donc admettre qu'à partir de ce moment la première étape de la formation des réserves serait non plus la formation du paraglycogène, mais

celle de ces granules qui plus tard donneront ce polysaccharide. Ce point sera repris ultérieurement.

L'épimérite formerait donc, à partir de substances puisées dans la cellule hôte, le paraglycogène qui migrerait vers les segments postérieurs. Plus tard lors du détachement du parasite, le protomérite servirait à "nourrir" la Grégarine, mais non plus en formant directement ce polysaccharide.

Le rôle joué par l'épimérite, dans la nutrition, nous amène naturellement à condenser la fonction de la "zone de transit". Cette formation qui au cours de la croissance du premier segment va se développer de plus en plus, apparaît toujours vide de toutes inclusions si ce n'est de petites sphérules et d'évaginations de la membrane interne. Cette même membrane peut parfois former un large réseau d'invasions à l'apex de l'épimérite et même s'ouvrir dans la zone centrale. Cependant, nous ne pouvons pas lui attribuer un rôle, ni entrevoir son fonctionnement, si ce n'est peut-être que dans l'absorption et la sélection des matériaux puisés dans la cellule hôte.

Un dernier point à propos de ces épimérites est l'importance de leurs inclusions. Outre du paraglycogène, nous y trouvons de très nombreuses vacuoles ; nous rencontrons également de nombreuses mitochondries et c'est au niveau de ce segment qu'elles apparaissent d'abord. Elles y sont toujours abondantes et de taille plus grande que les mitochondries rencontrées dans les autres segments. On en retrouve dans le protomérite seulement au moment du détachement du parasite, et elles ont alors le même aspect. Ce sont, comme chez les autres Grégarines, des mitochondries à vésicules ampoulées, VIVIER (1963) VIVIER & HENNERE (1964-1965), mais à matrice toujours dense. Le nombre des vésicules est toujours faible. Si, comme l'indique VIVIER, "la

structure des mitochondries est sans doute à mettre en rapport avec la vie très particulière de ces protozoaires", la pauvreté de ces mitochondries en structures internes étant probablement en relation avec la vie anaérobie, leur aspect confirme, dans le cas des espèces étudiées, cette hypothèse, mais leur nombre et leur taille s'explique alors par le fait que c'est à ce niveau qu'il y a une dépense maximale d'énergie. Cette observation étant confirmée par le fait qu'on les trouve en grand nombre dans le protomérite au moment de la libération du parasite.

Nous remarquerons enfin la pauvreté en Golgi dans ce segment. Ce n'est qu'en fin d'évolution que l'on peut parfois trouver quelques dictyosomes.

4) Le corps de la Grégarine -

Son développement est marqué par plusieurs faits caractéristiques : l'apparition des plis épicytaires et surtout la formation du septum qui va séparer le corps du parasite en deux parties : le protomérite et le deutomérite.

a) L'épicyte :

Cet épicyte est, dès les plus jeunes stades, formé d'une triple membrane (Fig 6 - Pl. IX fig 15 - 16 - 17). Sous cet ensemble se forme une "lame basale" constituée de fibrilles et qui progressivement va s'épaissir. Si au début, la paroi apparaît comme unie, peu à peu elle va former les plis qui vont parcourir tout le corps de la Grégarine tandis qu'à la base de ces évaginations se rencontrent de nombreux "pores".

L'origine de ces plis apparaît simplement comme résultant d'un accroissement des membranes, plus rapide que celui de la lame basale.

L'ultrastructure de ces villosités que nous avons décrite précédemment apparaît identique à celle d'autres espèces, ornés le nombre de membranes. Aussi bien REGER chez P. balani que GRASSE et THEODORIDES ont décrit cette structure. Ces auteurs ont également signalé la présence d'une zone cytoplasmique comprise entre les plis et la lame basale. Cependant cet aspect n'est pas identique partout : chez les Selenidium par exemple on ne retrouve pas de plis, la paroi se présentant unie et simplement parcourue par des sillons. Chez les Grégarines Tricystidées, les observations que nous avons pu faire sur Echinomera hispida, montre la présence de plis longitudinaux, plis limités par un ensemble de 3 membranes dont les deux plus internes sont accolées. Entre la membrane externe et la membrane moyenne, on retrouve également la couche intermédiaire déjà décrite par VIVIER chez Sycia inopinata (Pl. X fig 18 - 19 - 20). Mais contrairement à cette dernière espèce nous n'avons jamais trouvé de lame basale. Les plis ne présentent pas de "zone cytoplasmique" on trouve à la place un ectoplasme riche en granules denses, en ribosomes et en vacuoles. La paroi est très souvent percée de nombreux pores : à ce niveau, il semble y avoir une très intense activité. Nous essaierons, plus loin, d'analyser plus en détail cette particularité.

Signalons enfin à propos de la disposition des plis le fait que les Grégarines étudiées présentent un plan de symétrie et non pas un axe de symétrie contrairement à ce que l'on aurait pu penser. Ce point signalé par GRASSE en 1958 a été vérifié chez Sycia inopinata par VIVIER. Certaines de nos observations à propos des syzygies nous ont fait adopté ce point de vue.

La lame basale, quant à elle, jouerait alors un rôle de soutien, formant comme une "enveloppe" autour du parasite lui permettant de conserver sa forme primitive. Bien qu'il soit possible qu'elle puisse

intervenir lors des mouvements du parasite, sa solidarité avec le septum protonéritique lui confère plutôt un rôle de "squelette". En effet, ce septum dont on ne connaît pas l'origine constitue une barrière entre le protonérite et le deutomérite. Il est formé, comme l'ont signalé GRASSE et THEODORIDES de fibrilles disposées perpendiculairement à l'axe du corps (Pl. IV fig 9 - Pl. XI fig 23). A chacune de ses extrémités, il se ramifie et s'enfonce dans le protonérite pour venir mourir au niveau de la lame basale. Ces ramifications qui viennent aboutir à la base des villosités forment les "ectoplasmic network" de BEAMS et ANDERSON. Ces formations ont été retrouvées identiques par RÈGER chez Pyxinoïdes balani.

Ce septum forme un véritable étranglement dans le corps de la Grégarine. Pourtant, s'il semble plus ou moins en continuité avec la lame basale, il en reste indépendant et en fin d'évolution entoure complètement le protonérite. On le retrouve d'ailleurs au moment de la syzygie, où là encore il ne semble pas jouer seulement un rôle possible dans la contraction, mais aussi un rôle de soutien (cf Pl. XIV fig 31).

b) Le proto-deutomérite :

Le corps de la Grégarine, avant la formation du septum, ne contient que peu d'éléments : le noyau situé au pôle postérieur, des ribosomes en grand nombre, un peu d'ergastoplasme et des vacuoles. Dans les premiers stades ce segment semble jouer un rôle passif dans la nutrition : le paraglycogène n'apparaît que plus tard. Pourtant, au niveau de sa membrane on peut rencontrer des pores qui traduisent une certaine activité.

A partir de la différenciation de chacun des 2 segments,

protomérite et deutomérite, on verra s'établir des différences qui amènent à penser que chez le trophozoïte âgé, chacun d'eux ne joue plus un même rôle.

La différenciation en protonérite et deutomérite apparaît lors de la formation du septum. Chacune de ces 2 parties va évoluer alors différemment.

5) le protonérite -

Sa structure semble au début très voisine de celle de l'épimérite ; il apparaît comme une zone de passage (Pl. IV fig 9) : le paraglycogène paraît migrer de l'épimérite vers le protonérite. Plus tard, à la formation du septum, on rencontre le paraglycogène "stocké" dans ce segment. A la séparation du parasite et de la cellule hôte, ce protonérite toujours riche en paraglycogène contient également de grosses mitochondries ainsi que du Golgi (Pl. XI fig 23), c'est à ce moment que se différencie le "noyau protonéritique". (Pl. XI fig 21 - 22). Les mitochondries pourraient encore jouer un rôle important dans la transformation du paraglycogène. Progressivement, et en même temps que le paraglycogène, elles deviennent plus rares. On n'en retrouve que quelques unes à la périphérie sous l'épicyte.

Le "noyau protonéritique" apparaît en fin de croissance du trophozoïte, au moment où le parasite va se détacher de la cellule hôte ; il est formé d'une accumulation de granules d'A.R.N., et bien que peu développé, on le rencontre chez de nombreuses espèces (Gregarina socialis, Grebnickiella, Echinomera ...) il semble persister jusqu'au gamonte, mais son rôle n'est pas connu. Il est cependant certain qu'il faut abandonner l'hypothèse d'une formation d'A.D.N. à ce niveau. Aussi bien la cytochimie classique, que les données ultrastructurales, montrent de façon évidente qu'il s'agit d'acide ribonucléique. Cette

confirmation rejoint les travaux de CHARRET qui chez un Thécamoebien, a montré que le "chromidium" de ces protozoaires n'était autre que de l'A.R.N... Ici, ce chromidium atteint sa maturité au moment de la séparation de la Grégarine.

La zone de séparation présente un aspect particulier (Pl. VIII fig 14). Elle forme une plage assez importante située entre protomérite et épimérite. Elle semble naître à partir de la bague de fixation au niveau de laquelle, comme chez Sycia inopinata, se rencontrent des fibres à allures tubulaires ; c'est à son niveau que s'effectue la séparation, tandis que le reste de l'épimérite semble dégénérer. Cette zone isole complètement le corps du parasite : à ce moment là le protomérite commence à se charger en granules denses. Ces granules de 0,1 à 0,2 μ de long, très différents du paraglycogène, paraissant parfois limités par une membrane, vont se retrouver jusqu'à la syzygie. Chez les espèces étudiées ils sont caractéristiques de la "vie libre" du parasite. Les mêmes granules se rencontrent d'ailleurs chez d'autres espèces. VIVIER signale la présence de granulations d'aspect identique chez Lecudina pellucida, granulations situées parfois au contact des membranes et intervenant peut-être dans l'alimentation. En tout cas il semblerait très vraisemblable que dans les cas étudiés, le protonérite joue un rôle important dans cette nutrition, mais par un mécanisme sans doute différent de celui de l'épimérite. Il est d'ailleurs hors de doute qu'à ce stade il y ait encore alimentation, la Grégarine libérée dans l'intestin mesure en effet 35 à 80 μ , tandis que le gamonte atteint 200 à 300 μ .

Signalons enfin que chez Gregarina cuneata, ce protomérite ne présente pas de plis à sa périphérie, mais qu'à son niveau on peut

rencontrer de nombreux pores dans la membrane.

6) Le deutomérite -

Celui-ci, différencié chez les individus de 25 μ va être caractérisé tout d'abord par sa pauvreté en ribosomes et en ergastoplasme, pendant le développement on verra apparaître progressivement du paraglycogène formé sans doute au niveau des segments antérieurs. Au cours de la croissance, on y rencontre des vacuoles en nombre variable, des mitochondries et des dictyosomes. Cependant il paraît toujours plus pauvre que le protonérite.

Sa structure permet de différencier un endoplasme qui contient tous les organites cellulaires et un ectoplasme ne comportant que quelques petites mitochondries. La séparation entre ces deux zones est loin d'être aussi nette que dans le cas d'autres espèces, Echinomera hispida par exemple, on peut simplement distinguer chez le gamonte, au niveau de la couche externe, quelques fibrilles situées sous la lame basale, et peut-être en continuité avec le septum protonéritique.

7) Le noyau -

Celui-ci après sa première migration au stade initial, va se trouver au niveau du deutomérite chez le gamonte. Son ultrastructure a déjà fait l'objet de très nombreuses controverses.

Dans les espèces étudiées ici, qui sont des Gregarinidae, nous avons pu suivre l'évolution de ce noyau depuis le stade 1 jusqu'au gamonte, et ainsi avoir une succession d'images permettant de mieux comprendre sa structure.

a) L'enveloppe nucléaire :

Sa structure dans les premiers stades est identique à celles des métazoaires et peut être homologuée à une enveloppe ergastoplasmique.

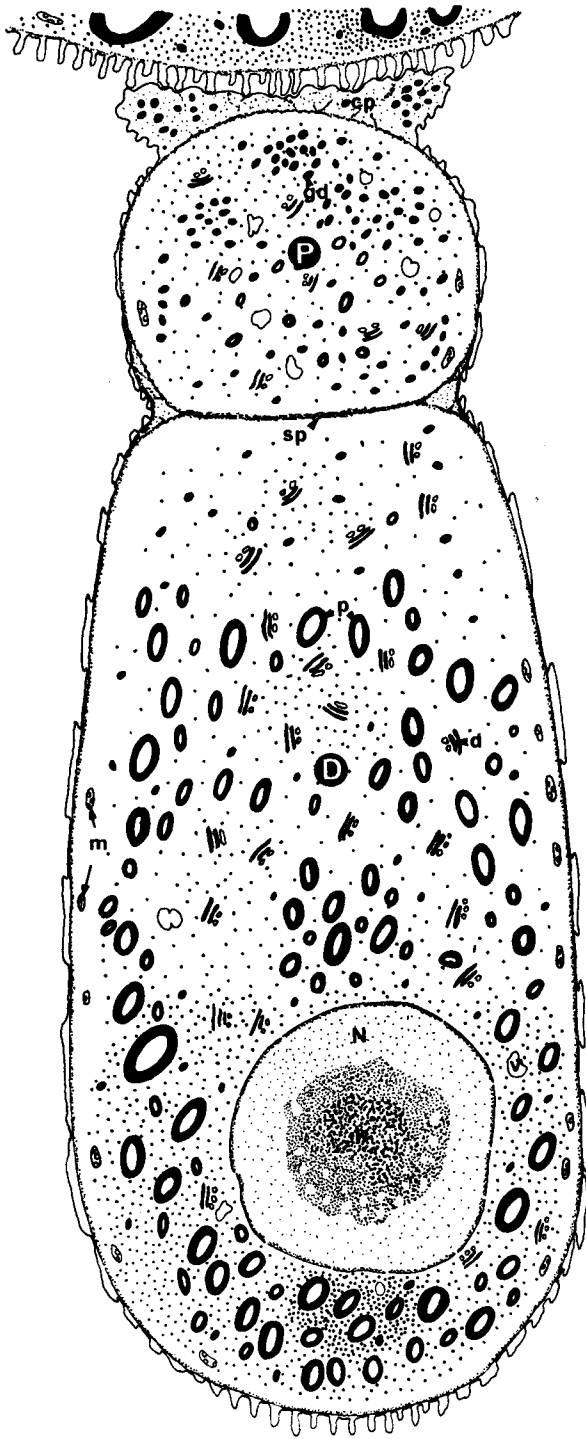


Fig.9 Schéma d'ensemble d'un satellite. On trouve les deux segments: Protomérite (P) et Deutomérite (D) séparés par le "septum". A la zone de contact des deux partenaires on voit la "coupe protoméritique" (CP) riche en granules denses. Le paraglycogène (pg) forme un gradient antéro-postérieur.

Elle est composée d'une double membrane, séparée par un espace clair avec, sur sa face externe, des ribosomes typiques (Pl. XII fig 24) ; elle est percée de nombreux pores. On trouve parfois des communications avec l'ergastoplasme cytoplasmique. Pourtant on peut observer une évolution et les images obtenues expliquent les interprétations erronées des premiers auteurs. En effet, peu à peu la face interne de cette membrane va se charger de très fines granulations qui vont former comme de très petits arceaux dont les "pieds" convergent vers le centre (Pl. XII fig 25). Chez le gamonte cette zone sera suffisamment épaisse et dense pour qu'on ne puisse plus y distinguer la membrane interne (Pl. XV fig 35).

Cette évolution se rencontre chez les 3 espèces envisagées. La membrane nucléaire est donc, dans ses grandes lignes, semblable à celle décrite classiquement chez les Métazoaires et la plupart des Protozoaires VIVIER (1964-1967).

b) Le nucléoplasme :

Celui-ci possède pendant tout le développement un caryosome. Ce caryosome a une structure double : un ensemble de granulations plus denses situées au milieu de granules plus claires.

La zone claire va, au cours de la croissance, se vacuoliser. Ces "vacuoles", présentes à la périphérie, sont formées sans doute de "suc nucléaire" avec au centre, quelques granulations plus denses.

La zone centrale, qu'on retrouve également chez le gamonte, semble parfois se scinder en "paquets" qui se dirigent vers la membrane nucléaire sans qu'on puisse en connaître le devenir.

8) La syzygie normale chez Gr. polymorpha-(Fig 9)

Les individus une fois libérés dans la lumière intestinale vont s'accoupler. Malgré le nombre d'observations fait sur des individus

libres, nous n'avons pas pu distinguer de différences pouvant être interprétées comme dues à un dimorphisme sexuel, ce n'est qu'après accouplement des individus que certains critères permettent de distinguer l'individu femelle antérieur, de l'individu mâle postérieur : la taille par exemple des individus.

Au cours de cette syzygie les deux gamontes ne présentent que très peu de différences avec ceux observées à l'état libre si ce n'est au niveau de la zone de jonction.

a) La transformation protoméritique :

L'apparition de la "coupe protoméritique" semble être directement liée au phénomène de la syzygie. Chez Grégarina polynorpha, en effet, pour laquelle la syzygie est fronto-caudale, une telle formation n'est observable qu'au moment de l'accouplement. (Pl. XIII fig 28 - 29-30). Ceci est particulièrement net sur les préparations d'intestin hautement parasité par les formes jeunes on peut alors voir des individus accolés en position fronto-caudale : dans ce cas seules les Grégarines matures subissent des modifications au niveau de leur protomérite.

On peut alors penser que le stimulus qui préside à l'accouplement des deux individus est tel que celui-ci ne peut s'effectuer qu'en position fronto-caudale, et à ce moment là seulement le protomérite en contact réagit. Peut-être y a-t-il émission de substances chimiques, peut être également le contact entre les digitations est-il suffisant.

Dans ce dernier cas il est difficile d'expliquer la nécessité d'une position fronto-caudale et pourquoi les digitations du primite ne semblent pas se modifier.

La réaction du protomérite, réaction qui se manifeste rapidement après l'accouplement, présente quelques particularités.

Elle est tout d'abord marquée par la croissance de la zone de contact et le déplissement des digitations. Si ce déplissement est net, il ne peut cependant pas expliquer à lui seul la croissance de cette zone. En effet, il faut d'abord remarquer, que la Grégarine ne possède pas un axe de symétrie mais un plan de symétrie, nous avons déjà signalé ce point précédemment.

Si le déplissement de la cuticule peut alors expliquer l'extension de cette zone, selon une direction parallèle au plan de symétrie, elle ne peut pas s'effectuer suivant une direction perpendiculaire or l'allure du protomérite, pour des syzygies simples, est le plus souvent en forme de coupe. Une autre observation, portant sur des mesures de longueur concernant le "développé" d'une portion de cuticule, montre également qu'il y a bien croissance. Si on assimile l'extrémité du deutomérite et du protomérite, vus en coupe, à un arc de cercle, il est alors possible de mesurer une longueur d'arc identique sur chaque individu et, à l'aide d'un "curvimètre topographique", on peut se rendre compte de la longueur du "développé" des digitations. Sur des individus en début de syzygie le rapport de ces longueurs est d'environ 2, 3 ; ce qui revient à dire que la longueur développée du deutomérite est 2, 3 fois plus grande que celle du protomérite. En fin d'évolution ce rapport n'est plus que de 1, 2 : longueur développée du deutomérite 1, 2 fois plus grande que celle du protomérite : il y a donc bien croissance de cette zone.

Pourtant cette croissance est limitée : peu de temps après les premières transformations, cette région semble avoir atteint son maximum d'ampleur, et les transformations qui vont suivre n'affectent plus que sa forme ainsi que la membrane du protomérite : apparition

d'invaginations de plus en plus importantes (Pl. XV fig 32 - 33).

Ce nouvel aspect prouverait donc qu'à partir de ce moment, la membrane continue à croître, mais que la zone de contact entre les deux individus ne s'étend plus. Cette évolution n'est pas seulement caractéristique dans le temps mais également dans l'espace : les coupes pratiquées en bordure du disque protoméritique ne montrent que de légères modifications de l'épicyte alors qu'au centre, on peut observer de profondes invaginations : la réaction du satellite se ferait donc sentir plus intensément à ce niveau.

La limitation du développement de la "coupe" est peut-être due à la présence de la couche fibrillaire sous épicytaire. En effet on observe une sorte de "décollement" de cette zone, Celle-ci qui prolonge le septum protoméritique, de part sa structure fibrillaire, pourrait suivre les transformations des plissements, elle reste à son emplacement et ne s'accroît pas : il en résulte l'apparition d'"ectoplasmic network" entre elle et la basale à l'endroit du décollement (Pl. XV fig 34), et la présence d'une constriction sous la coupe à l'endroit où cette couche est placée sous les digitations.

La formation de la coupe protoméritique a donc pour cause une simple croissance de sa membrane de contact. La région nouvellement formée comprise entre l'épicyte et la zone fibrillaire est le siège d'une certaine activité physiologique : on y trouve des ribosomes et des granules denses ainsi que quelques vacuoles : la zone fibrillaire ne paraît pas être un obstacle au transit des inclusions, elle apparaît beaucoup plus comme jouant, entre autre, un rôle de soutien.

La conséquence de cet accroissement et de cette évolution se traduit également au niveau de l'épicyte par des variations morpho-

logiques. Bien que les clichés ne soient pas tous très nets à ce sujet, on ne retrouve plus de fibres osmiophiles ni d'"arceaux intermembranaires" dans l'épicyte du protomérite ; par contre on y rencontre de très nombreux pores. Ceci permet de penser qu'à cet endroit la membrane protoméritique joue un rôle différent de celui qu'elle jouait auparavant.

Pour ce qui est du rôle de cette coupe protoméritique, il est difficile, au seul vu des photos, de l'envisager : certainement un rôle de liaison et de maintien entre chaque partenaire ; pourtant on n'observe aucune communication directe entre eux.

b) Les sphérules :

Celles-ci ont déjà été décrites dans quelques cas, mais comme le remarque DESPORTES : "Nous ne savons encore si les sphérules en transit au niveau des pores sortent de la Grégarine ou si, au contraire, elles y pénètrent ". Chez Gregarina polymorpha, elles abondent également et l'on peut en trouver à chaque niveau des gamontes. Par contre leur présence en grande quantité entre les plis des individus et surtout leur accumulation au niveau des invaginations montre qu'elles ne peuvent qu'être excrétés par les individus. Certaines photos de parasites libres font penser également à une expulsion de matériel de la part de la Grégarine (Pl. IX fig 15 -16 -17). Il est alors normal de constater que plus la syzygie est âgée plus on en trouve dans les invaginations puisque les deux épicytes sont intimement accolés. Cette hypothèse n'exclue cependant pas la possibilité de transit d'un gamonte vers l'autre.

9) Le cas des syzygies multiples -

Bien que de telles formations aient déjà été observées chez

de nombreux genres, l'ultrastructure apporte ici quelques précisions supplémentaires. La signification d'une telle association est encore inconnue, pourtant on sait que dans certaines conditions physiologiques particulières ces accouplements sont fréquents (NELSON et SMITH 1925).

Tout d'abord les relations existant entre les satellites et le primate sont semblables à celles observées dans le cas de syzygie simple : développement de l'épicyte du protomérite, déplissement des digitations, décollement de la zone fibrillaire, apparition d'invaginations profondes, et présence en abondance de sphérules entre les conjoints. Seule l'allure générale de la "coupe protoméritique" apparaît différente : à cela, le simple fait que les satellites sont placés l'un contre l'autre empêche la formation d'une "coupe". Il apparaît ici également que l'accolement lors de la syzygie doit s'effectuer à un endroit précis du primate : à son pôle postérieur. Deux individus venant se placer à l'extrémité du deutomérite se "poussent" l'un l'autre ; cependant les deux Grégarines réagissent, le stimulus qui provient du primate, stimulus localisé à une région précise, induit donc le développement des 2 protomérites.

On notera également que dans le cas présenté ici, l'un des satellites semble être à un stade plus avancé de son évolution ; les invaginations épicytaires sont très profondes, tandis que l'autre n'en est qu'à un stade de croissance protoméritique. De fait, in toto, le premier est plus grand que le second : ceci permet d'émettre deux hypothèses : ces deux satellites sont venus s'accoler en même temps et l'un, plus jeune, a réagi moins rapidement ; or ces syzygies ne se forment qu'au moment de la maturité sexuelle du gamonte, laquelle maturité apparaît à un moment précis de la croissance des individus comme

nous l'avons vu précédemment. Cette hypothèse n'apparaît donc que peu vraisemblable. Il paraîtrait plutôt que l'un des individus s'est accolé avant l'autre et a commencé son évolution alors que le second ne s'est installé que plus tard : dans cette seconde hypothèse il faudrait alors admettre que le premier satellite "n'a pas répondu complètement" au stimulus du primate et qu'il a fallu un second satellite pour cela : d'où peut être chez les Grégarines l'existence d'une puissance sexuelle.

On notera également qu'aucune modification n'apparaît à la zone de contact des deux gamontes postérieurs : le fait qu'ils soient sexuellement déterminés et que les réactions protoméritiques n'ont lieu que pour un accollement fronto-caudale, est donc parfaitement en accord avec les images obtenues.

A propos du devenir des syzygies multiples, on sait qu'elles peuvent former un kyste à trois individus, mais pour certains auteurs BERNDT par exemple, ces kystes sont stériles, pour d'autres au contraire, SPRAGUE, ils pourraient évoluer normalement. Sans pouvoir trancher la question, et si la réaction protoméritique est liée à un comportement sexuel, il n'est donc pas impossible que ces satellites puissent, au moins, former des gamètes.

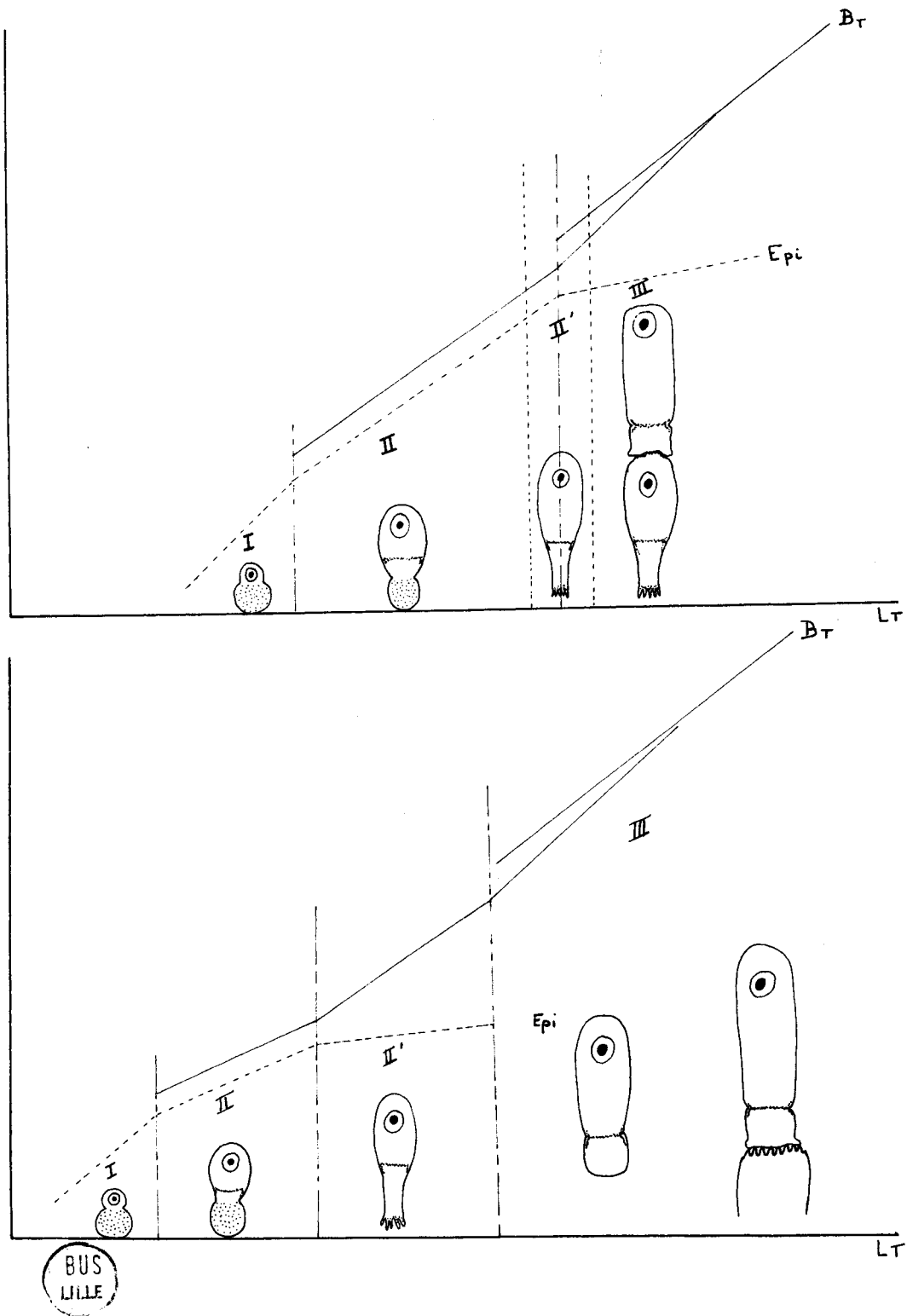


Fig.10 Graphiques récapitulatifs de la croissance chez les Gregarinidae. On a indiqué pour chaque période la forme du parasite en précisant l'épimérite (points) et le protomérite (grisé). (Explications dans le texte) (voir Chapitre I, planche 18)

- CONCLUSION -

L'étude ultrastructurale du développement des Grégarines est marquée par un certain nombre de stades, pour chacun desquels des modifications morphologiques apparaissent. Il est alors possible de compléter le tableau que nous avons présenté en fin d'étude statistique, en l'accompagnant des principales figures observées pour chacune des périodes considérées.

Si nous considérons la seconde hypothèse, dans la période I l'épimérite croît rapidement, il devient globuleux, il est alors plus gros que le corps du parasite ; puis celui-ci se développe, et le septum protoméritique apparaît (II). Au moment où la Grégarine se détache l'épimérite ne croît plus, il a même tendance à se "résorber" (période III'). L'individu mène une vie libre pendant la période III, son deutomérite prend une grande importance, le paraglycogène y devient de plus en plus abondant et enfin les parasites s'accouplent, fin de la période III, la croissance change alors, et celle du deutomérite devient plus lente.

Si maintenant nous reprenons le premier schéma, ces mêmes stades s'y rencontrent sauf la période II' qui est écourtée.

Les seules données ultrastructurales ne permettent pas de choisir entre l'un ou l'autre de ces schémas, cependant il apparaît clairement que chacune de ces périodes est marquée d'un point de vue morphologique par des modifications susceptibles d'entraîner un changement dans la croissance du parasite, et non pas dans la "forme" de ce parasite.

Un certain nombre d'observations que nous rapporterons maintenant vont encore préciser chacune de ces étapes tant d'un point de vue morphologique que physiologique.

CHAPITRE III.

- Aspects cytochimiques et expérimentaux

A propos du "développement des Grégarines", les résultats que nous avons présentés jusqu'ici nous ont permis essentiellement de décrire des phénomènes. Nous voudrions maintenant à partir de ces observations, et grâce à l'emploi de techniques différentes essayer de comprendre certains processus. Parmi les principaux problèmes biologiques concernant les Grégarines, nous envisagerons maintenant celui de l'alimentation, et donc de la nutrition, de ces protozoaires.

Ce problème n'a, jusqu'à maintenant, reçu aucune solution générale satisfaisante. Les modes de nutrition ont déjà été avancés par LEGER et DUBOSCQ (1902). Ces auteurs envisagent trois hypothèses :

- nutrition exclusive à partir du suc intestinal par la surface du corps.
- nutrition exclusive à partir des cellules épithéliales, donc par l'intermédiaire de l'épimérite.
- nutrition à la fois par les deux procédés précédents.

VIVIER reprenant ce point à propos de Lecudina pellucida montre qu'il est très vraisemblable qu'une absorption puisse se faire par toute la surface du corps, considérablement augmentée par l'existence des plis. Mais ce phénomène ne pourrait intéresser tout au plus que le transit de l'eau **et** des sels minéraux : l'épaisseur de la pellicule superficielle avec ses 3 membranes superposées et ses couches intermédiaires ne peut que constituer un obstacle au passage des molécules plus grosses. Or les Grégarines étant des hétérotrophes, l'absorption de molécules organiques est indispensable et il est logique de penser que de telles molécules pénètrent par un autre processus.

Pour essayer de répondre à cette question de la nutrition nous envisagerons ce problème sous un angle particulier : le problème

de l'alimentation et les formations de réserve, conséquence de cette nutrition.

Parmi ces matériaux de réserve nous savons que l'un des plus importants est le "paraglycogène". Nous en étudierons donc sa répartition. En outre, la microscopie électronique comme nous allons le voir, révèle certaines formations particulières que nous étudierons également.

A°) Remarques sur l'ultrastructure et l'alimentation -

L'examen de trophozoïtes en microscopie électronique met en évidence un certain nombre de phénomènes permettant d'envisager une "prise de nourriture".

Au niveau de l'épimérite, SCHREVEL et VIVIER ont montré de façon très nette que chez Lecudina pellucida "le mucron, en plus de son rôle d'appareil de fixation, joue un rôle de suçoir et, provoque une digestion de l'épithélium intestinal". Les mêmes auteurs ont avancé que "l'épimérite de Sycia inopinata, par la richesse en ribosomes par le système de vacuoles facilitant le transit et l'utilisation de substances, serait le siège d'un métabolisme intense et pourrait jouer un rôle capital dans la croissance de la jeune Grégarine".

GRASSE et THEODORIDES ont émis l'hypothèse d'une absorption au niveau des plis épicytaires : ces plis augmentant considérablement la surface de contact entre parasite et milieu extérieur. Or au niveau de cet épicyte un certain nombre de formations sont connues : présence de pores en relation avec des figures myéliniques, chez Selenidium et chez Lecudina pellucida, ou avec des grains denses, chez Sycia inopinata, présence également de sphérules près des membranes épicytaires.

Dans le cas des Grégarines que nous avons examinées certains de ces aspects ont été retrouvés.

L'épimérite des Grégarinidae présente une certaine similitude de structure avec celui de Sycia inopinata on y trouve, en plus, la "zone corticale". Il est riche en ribosomes et en vacuoles, également en paraglycogène, il pourrait donc jouer un rôle identique à celui de Sycia inopinata.

Contrairement à ce qui a été observé chez Lecudina pellucida il n'y a pas ici d'attaque de la cellule hôte : celle-ci ne semble que très peu lésée par la présence du parasite. Deux faits confirment cette hypothèse : - la présence des "microtubules" au contact de l'épimérite comme nous l'avons mentionné précédemment (Pl. II fig 4).

- le fait qu'une même cellule peut être parasitée par deux Grégarines différentes. Nous avons obtenu une image où une même cellule est parasitée par une jeune Grégarine (stade 2) et par l'épimérite d'une Grégarine du stade 3 (cf Pl. III fig 6). La cellule n'est pas détruite par le parasite puisqu'un autre peut s'y implanter et s'y développer.

Ce fait, intéressant dans le problème de la nutrition, présente encore un intérêt plus grand dans les problèmes immunitaires : ce point ne sera pas envisagé dans cet exposé nos connaissances étant encore trop fragmentaires à ce sujet.

Cependant les cellules parasitées réagissent :

- On trouve au contact de l'épimérite des figures myéliniques alors que les cellules voisines n'en présentent pas (Pl. VI fig 11).

- Le cas de Gregarina steini est également significatif puisque le parasite s'enfonce dans le plateau épithélial : la cellule hôte paraissant se "condenser".

Si nous avons trouvé quelques pores dans l'épicyte nous n'avons que rarement rencontré les "vésicules" à figures myéliniques décrites antérieurement (VIVIER). Par contre de nombreuses sphérules sont visibles à proximité des plis ; comme nous l'avons déjà signalé,

il apparaît très probable que ces formations sont excrétées par les parasites ; certaines des images rencontrées montrent ces sphérules formées au niveau de la membrane externe de l'épicyte. Leur accumulation au moment de la syzygie vient également renforcer cette interprétation.

Nous trouvons également de nombreux grains denses d'aspect identique à ceux de Lecudina pellucida. Ces grains denses ne se rencontrent ici que dans le protomérite ou le deutomérite à un moment où l'épimérite n'est plus fonctionnel.

On les retrouve chez Echinomera hispida dans les plis épicytaires et dans l'ectoplasme en grande quantité. Cependant l'épimérite persiste encore à ces stades, puisque chez cette espèce le parasite ne se détache que tard. Nous envisagerons plus loin ce fait.

Ainsi donc chez les différentes Grégarines que nous avons étudiées on retrouve la plupart des figures déjà décrites qui peuvent expliquer la "prise de nourriture". Nous avons déjà discuté la valeur de chacune de ces observations au chapitre précédent.

B) Les formes de stockage : paraglycogène et mucopolysaccharides.

Une des conséquences de la nutrition est la mise en réserve de certains matériaux, comme le paraglycogène. Pour pouvoir étudier la répartition au cours du développement du parasite de ces substances nous avons fait appel aux techniques de cytochimie en microscopie photonique.

Nous ferons tout d'abord un bref rappel sur les méthodes utilisées :

- Mise en évidence des glucides -

* glucides contenant le radical glycol : par la réaction

de l'acide périodique Schiff (P.A.S.) en milieu aqueux suivant le procédé de Mac-Manus (1946).

+ Glucides contenant le radical acidique : par la métachromasie du bleu de toluidine ou par le bleu Alcian(Lison).

Ces deux types de glucides pouvant être mis en évidence simultanément par la méthode de Vialli (Bleu alcian + P.A.S.).

La fixation préalable du matériel a été effectuée au liquide de Gendre (à 0°) ou a un mélange picriqué.

Les résultats obtenus par ces méthodes révèlent la présence de polysaccharides en grande quantité chez les différentes espèces étudiées, mais leur répartition n'est pas la même.

- cas des Gregarinidae -

Après la réaction de Vialli :

- les formes jeunes se montrent toujours riche en matériel P.A.S. positif.
- Les trophozoïtes au moment de leur détachement montrent des granulations, bleu alcian + surtout à la partie antérieure.
- Les individus libres montrent un protomérite bleu alcian + et métachromatique +, un deutomérite surtout P.A.S. +
- Les gamontes, en fin de syzygie, sont essentiellement P.A.S. positif.

L'emploi des méthodes plus précises permet de savoir si l'on a affaire à des glucides simples, du paraglycogène ou des mucopolysaccharides acides. La mise en évidence du paraglycogène s'effectue par l'emploi de la réaction du P.A.S. Dimédon (Bulmer 1959) et la digestion par la Ptyaline salivaire (1 h à 37°) : dans le premier cas

seul le paraglycogène est coloré, il est digéré, par contre, par l'amy-lase.

C'est ainsi que ce paraglycogène apparaît sous forme de granulations rouges parfois assez grosses ($\varnothing = 1,5 \mu$).

Ce polysaccharide ainsi mis en évidence se localise en cytochimie classique aux mêmes points qu'en microscopie électronique.

- Au niveau de l'épimérite, puis du deutomérite, et en fin de syzygie dans les deux segments du corps du parasite.

La répartition des mucopolysaccharides acides chez les Gregarinidae peut être vérifiée par l'emploi d'une solution de bleu de toluidine à un pH convenable (pH 4,6). Dans ces conditions, et après traitement approprié, les granulations de mucopolysaccharides acides se colorent en rouge violacé (métachromasie).

Nous pouvons également remarquer qu'à ce pH le bleu de toluidine colore également le D.N.A. et le R.N.A. : nous reviendrons plus loin sur cet aspect de la question.

Avec cette technique la coloration est toujours plus intense au niveau du protomérite. Elle apparaît chez le trophozoïte pour devenir maximum chez le sporadin libre, on le retrouve encore au moment de la syzygie, mais en fin de processus, avant la formation du kyste, les granulations métachromatiques + ont à peu près disparues.

Signalons également que la membrane du parasite ainsi que le septum protoméritique sont bleu alcian +, mais après blocage par méthylation-désulfatation la coloration s'atténue très fortement, et ne réapparaît pas après saponification.

Ainsi au cours du développement des Gregarinidae les "matériaux de réserve" apparaissent comme différents.

Tout d'abord c'est le paraglycogène qui chez les formes jeunes apparaît prépondérant, puis au moment du détachement du parasite on trouve au niveau du protonérite de nombreuses granulations de mucopolysaccharides acides, enfin les individus en syzygie redeviennent, dans les deux segments, riches en paraglycogène.

C) Relations "granules denses" matériel métachromatique -

Si les mucopolysaccharides acides apparaissent comme un élément important, d'un point de vue quantitatif, chez les Grégarines en voie de développement il est intéressant d'essayer de voir leur aspect en microscopie électronique.

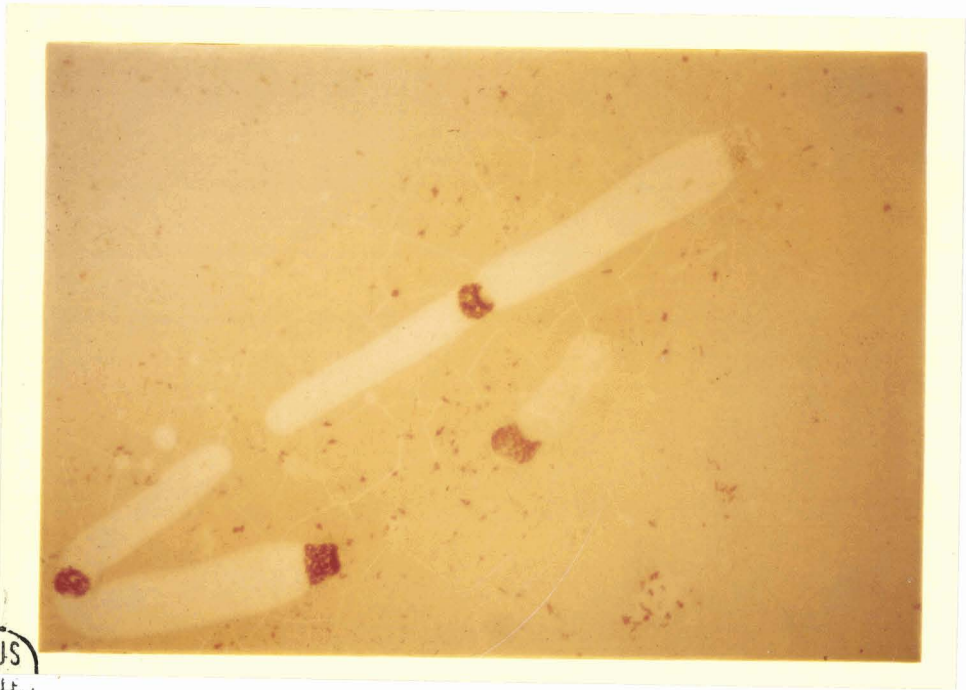
Nous savons que chez les Gregarinidae au moment du détachement, de même que dans les jeunes couples en syzygie, le protonérite est riche en granules denses, cytochimiquement ces mêmes zones sont métachromatiques +.

La nature de ces granules denses apparaît donc évidente.

Nous reprendrons cette même étude à propos d'Echinomera hispida, où nous avons vu également qu'en ultrastructure les plis épicytaires ainsi que l'ectoplasme apparaissent riches en granules denses. Si nous faisons la réaction de Vialli, les coupes de Grégarines apparaissent alors très bleues : et en particulier l'ectoplasme, qui est riche en fines granulations métachromatiques +. Il semble donc bien que les granules denses soient des granulations de mucopolysaccharides.

D) Relations granules denses - alimentation épicytaire -

La relation qu'il peut y avoir entre granulations denses et alimentation au niveau de l'épicyte, apparaît déjà nettement chez Echinomera hispida : en effet chez cette espèce, nous trouvons au niveau de la paroi de très nombreux pores, ainsi que des vacuoles et un réseau abondant de "tubules" dans les plis et au niveau de l'ectoplasme



BJS
LIFE

il semble qu'une des premières forme de réserve soit ces granules denses. C'est pourquoi nous avons été amené à réaliser une expérience permettant de visualiser les lieux d'absorption de matériel chez les individus libres. Nous rapporterons ici quelques uns des résultats obtenus chez les Gregarinidae grâce à l'emploi d'un "marquage au rouge neutre".

a) Localisation du Rouge neutre en phase liquide :

Disons tout d'abord que si les Grégarines sont mises dans une solution physiologique contenant du rouge neutre en faible concentration, progressivement elles vont se colorer.

La coloration et la répartition des granules colorées vont être différentes suivant le segment considéré, protomérite ou deutomérite et suivant l'individu considéré, mâle ou femelle chez les couples en syzygie. Cependant cette méthode ne peut fournir que des renseignements assez aléatoires. En effet, si ROSENBAUM et WITTNER voient une relation entre granules rouge neutre positifs et hydrolases, certains phénomènes peuvent interférer. Cette liaison entre granules rouges et lysosomes a également été envisagée, mais les démonstrations ne sont pas encore suffisantes pour pouvoir conclure.

C'est pourquoi nous avons pensé utiliser une autre technique.

b) Méthode du rouge neutre et de l'albumine de l'oeuf :

Si l'on prend des morceaux de blanc d'oeuf et qu'on les trempe dans une solution de rouge neutre à 1 pour 1000, au bout d'une heure environ le blanc d'oeuf se charge de colorant. Si l'on fait ingérer un tel corps, après l'avoir lavé à l'eau courante 5', à des larves de Manebrio molitor à jeun, les insectes les mangent facilement, et l'on peut remarquer qu'au bout de 5 heures environ, les excréments

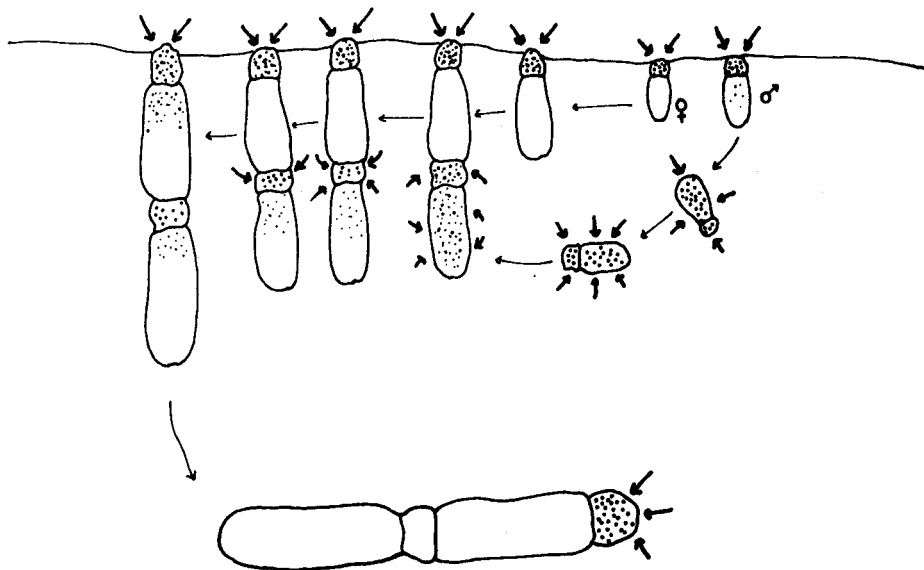
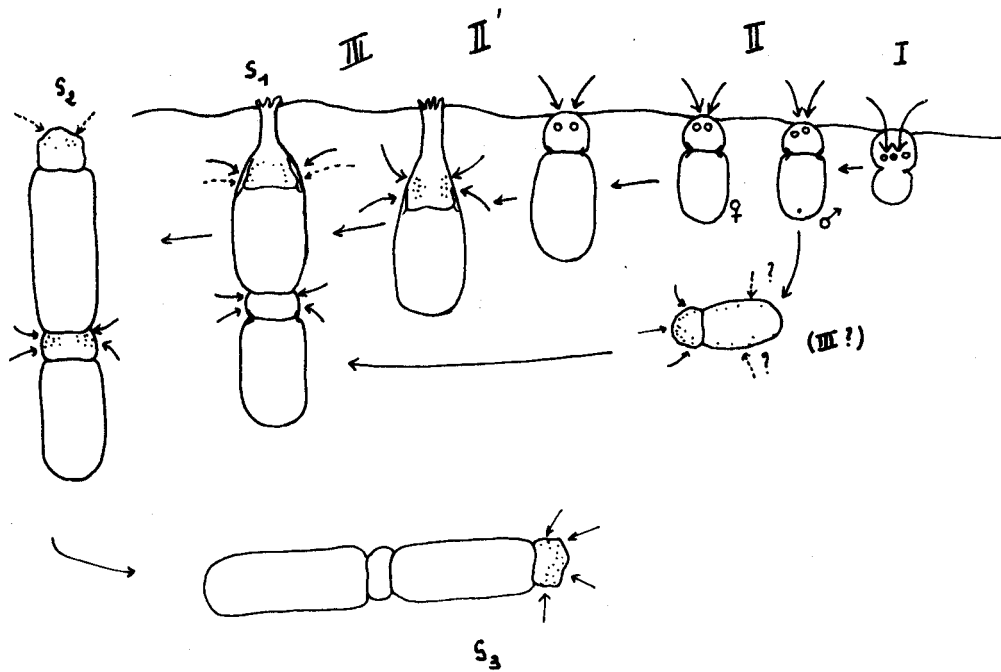


Fig.1 Schéma de la formation des couples chez une Gregarinidae.

En haut d'après Göhre (in Grassé): les flèches indiquent les points où se fait l'absorption des aliments

En bas d'après nos observations: les flèches indiquent les points où se fait l'absorption des aliments, les ronds représentent les granules de paraglycogène, les points les mucopolysaccharides acides.

sont rouges. La dissection de l'intestin montre que les cellules épithéliales peuvent être très chargées en granules rouges.

Les Grégarines parasites se chargent également de granulations rouges. Celles-ci ne se trouvent plus alors réparties dans tout le corps du parasite comme lors de la précédente technique mais à certains niveaux, différents suivant la taille du parasite et suivant l'espèce considérée. C'est ainsi qu'on remarque que les granulations rouges se répartissent de façon identique à celle des granulations métachromatiques (cf. photo).

Chez les jeunes individus libres : au niveau du protomérite et quelques granulations au niveau du deutomérite.

Chez les couples en syzygie : au niveau du protomérite pour des couples jeunes, au niveau du protomérite du satellite pour des couples arrivés au second stade.

Si l'on observe quelques temps plus tard (24h) après ingestion d'albumine rouge, certains individus ont le deutomérite coloré également : c'est le cas en particulier pour les primitives des syzygies au troisième stade et pour certaines formes jeunes.

Cette technique expérimentale paraît précise : on ne trouve jamais de colorations diffuses chez les Grégarines, mais seulement des granulations colorées ; le colorant ne paraît pénétrer qu'avec les particules. Ainsi la localisation de ces particules semble bien correspondre aux niveaux de l'alimentation des Grégarines.

Le schéma général de cette alimentation, rejoint à quelques points près celui donné précédemment par GÖHRE, (Fig 1), si ce n'est pour l'alimentation du gamonte mâle : on ne trouve que très peu d'individus solitaires s'alimentant par tout le corps, ou tout au moins,

Le nombre des granules y est particulièrement réduit.

Egalement au deuxième stade de la syzygie où le gamonte postérieur s'alimente au niveau de son protomérite, alors que l'individu antérieur ne semble s'alimenter que très peu.

E) Granules denses - paraglycogène -

Si l'absorption d'aliments se traduit, en partie, par les granules denses, il faut alors considérer la répartition du paraglycogène.

En effet nous avons déjà signalé que dans les syzygies du stade 3 tout le satellite par exemple est rempli de paraglycogène protomérite y compris. Il doit y avoir transformation des granules denses en paraglycogène, ou bien formation du paraglycogène à partir d'un autre matériel. Sur ce point nous n'avons jusqu'alors aucun renseignement. Rappelons simplement que le paraglycogène est présent en grande quantité chez les jeunes Grégarines (cf. chapitre II) et qu'au moment de la formation du septum protoméritique on les trouve en abondance contre cette formation. Par la suite, si on le trouve en grande quantité dans le deutomérite, il est représenté par quelques granulations seulement dans le premier segment.

Alors que les grains denses qui n'apparaissent qu'au niveau du protomérite tout d'abord semblent ensuite "migrer" vers le deutomérite.

Ces granules denses ont alors une répartition inverse.

F) Cas d'autres Grégarines -

Les conclusions que nous avons pu tirer à propos des Gregarinidae, peuvent également s'appliquer à d'autres espèces.

a) Cas de *Leidyana tinei* :

Dans cette espèce la coloration de Vialli ne met en évidence

que très peu de matériel Bleu Alcian +, l'épimérite est présent longtemps. Ces granulations sont localisées dans le protomérite et semblent former comme une "couronne" à la partie antérieure de celui-ci. Elles apparaissent nettement sur les individus libres.

b) Cas d'Echinomera hispida :

Dans ce cas le problème présente un aspect différent : la nutrition par l'épimérite, bien que celui-ci soit présent très longtemps est sans doute très brève ; jusqu'au stade où la Grégarine n'est plus parasite cellulaire, c'est-à-dire au moment où l'épimérite chevelu se développe. A ce moment là en effet, SCHELLACK l'a très bien montré, les rhizoïdes de l'épimérite s'infiltrèrent entre les cellules de façon identique à Grebnickiella gracilis.

Cet épimérite n'apparaît alors que comme organe fixateur, la nutrition semble être assurée essentiellement par l'épicyte comme le montre la microscopie électronique.

Signalons à propos de cette espèce, quelques caractères particuliers, concernant le protomérite.

En effet, bien que son ultrastructure ne nous soit pas connue, sa morphologie montre 2 parties distinctes : une centrale semblant relier la "plaque épiméritique" au deutomérite, et une périphérique en forme de thore autour de ce canal. En plus des granules denses qui apparaissent métachromatiques, on y trouve une grosse formation R.N.A. +. Cette formation correspond au "noyau protonéritique" ou "chromidium" tel que nous l'avons décrit précédemment. Les tests à la RNase montrent de façon très nette qu'il s'agit bien d'A.R.N., les granules métachromatiques sont seules présentes après ce traitement.

Remarque : Ultrastructure des mucopolysaccharides -

Si les granules denses correspondent bien à des mucopolysaccharides acides, il apparaît donc qu'en fin de formation ce glucide se présente sous forme de granules ovoïdes denses aux électrons d'environ $0,3 \mu$ de grand axe.

Cependant on peut observer une "évolution" dans l'aspect de ces grains. Ils semblent être entourés par un feuillet unique contenant au début une masse grisâtre spongieuse. Par la suite ils paraissent se condenser.

Certaines images sont particulièrement nettes à ce sujet. Les granulations mucopolysaccharidiques présenteraient une forme différente de celles décrites par certains auteurs.

Si nous faisons maintenant la liaison entre le lieu de nutrition et granulations révélées par l'ultrastructure, nous remarquons que pendant les 2 premières périodes, tandis que l'individu est fixé, l'absorption se fait au niveau de l'épimérite, et que l'on a du paraglycogène (Fig 2).

Au stade II', à la séparation du parasite de la cellule hôte la nutrition s'effectue au niveau du protomérite et l'on trouve alors les granules denses. Dans les stades suivant III et les stades de syzygie (S 1 et S 2) l'absorption se fait également au niveau du protomérite et l'on trouve également des grains denses.

G) Alimentation et produits de réserve -

Il nous est maintenant possible de dresser un schéma récapitulatif de la nutrition et du développement des Gregarinidae.

Nous ferons donc la liaison entre niveau d'absorption, type de granulations, morphologie ultrastructurale et croissance.

Nous nous limiterons simplement à une seule des 2 hypothèses envisagées.

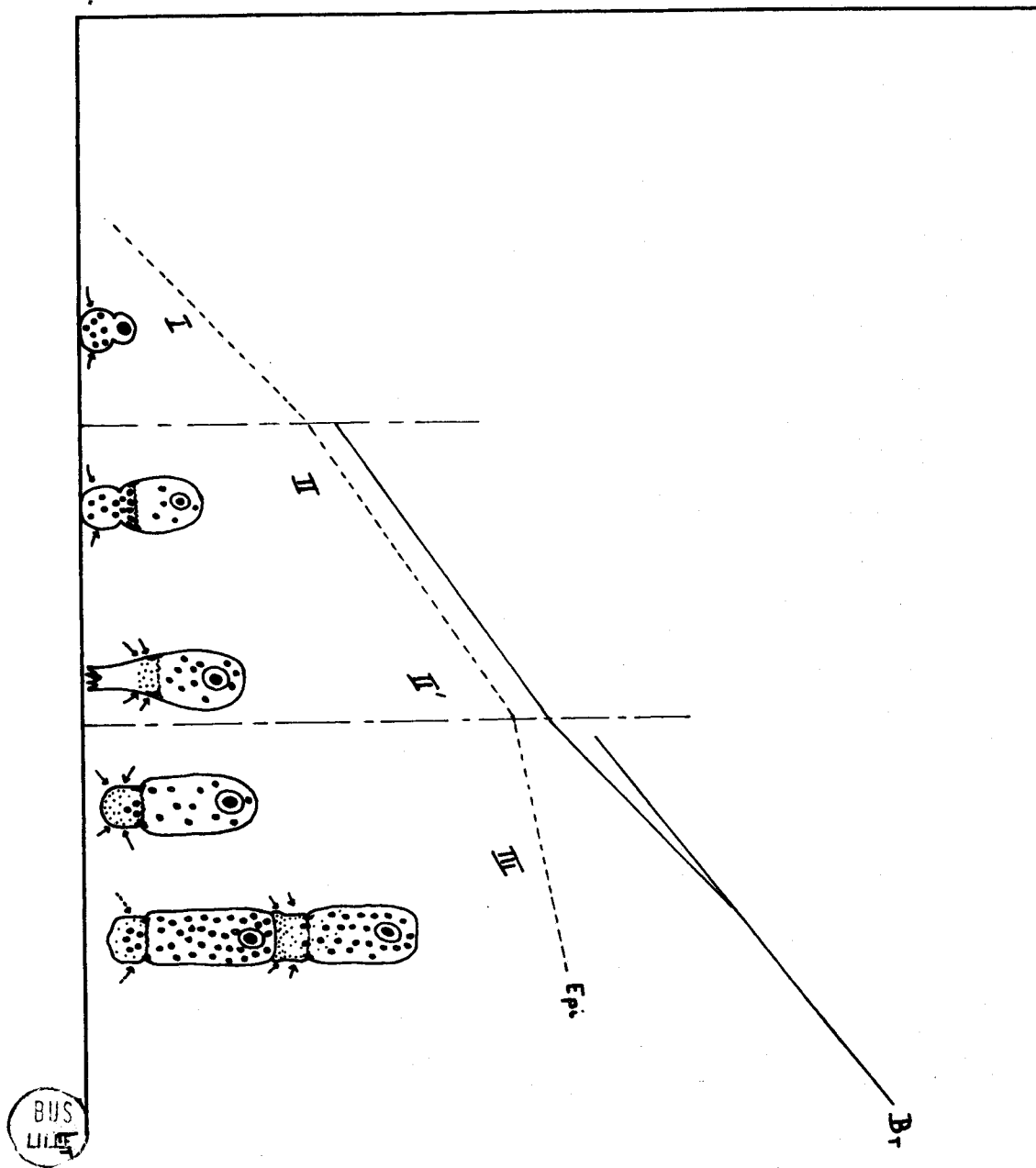


Fig.2 Graphiques récapitulatifs de la croissance chez les Gregarinidae (cf.Chapitre I fig. 18 et Chapitre 2 fig.10)
 Les flèches indiquent les points d'absorption.Le paraglycogène est représenté par des ronds,les mucopolysaccharides acides par des points.
 (Explications dans le texte).

Trois périodes apparaissent dans le développement.

A la première période l'absorption d'aliments semble avoir lieu au niveau de l'épimérite, elle se manifeste par une première forme de stockage : le paraglycogène qui prend naissance au niveau de ce premier segment.

A la période n° II, le septum se forme, il semble y avoir blocage du transit du paraglycogène, mais celui-ci paraît encore se former au niveau de l'épimérite. Peut-être dès ce moment y-a-t-il début de fonctionnement de la nutrition épicytaire (gamontes ♂ ?).

En fin de période II (= II') au moment de la formation de la zone amorphe, l'épimérite n'est plus utile pour le parasite, la nutrition s'effectue au niveau du protomérite, il apparaît dans ce segment des granules denses, le paraglycogène semble disparaître progressivement. A la libération du gamonte, l'alimentation s'effectue par le protomérite et l'on trouve établi le gradient antéro postérieur des grains denses. A la syzygie, cette disposition va progressivement disparaître et en fin de processus les deux individus seront également riches en paraglycogène, l'alimentation semble avoir cessé à ce moment là.

CONCLUSION GENERALE.-

Parmi tous les problèmes posés par la biologie des Grégarines, nous avons envisagé quelques éléments nouveaux relatifs à la croissance, au développement et à la nutrition des ces sporozoaires.

L'emploi de techniques aussi différentes que sont la biométrie et la microscopie électronique, nous permet de voir que chez les Gregarinidae en particulier "la croissance se divise en étapes distinctes",

Nous en proposons 4 principales :

- le trophozoïte avec le "corps" et l'épimérite.
- le trophozoïte avec ses trois segments caractéristiques.
- la Grégarine libre dans la lumière intestinale.
- le gamonte en syzygie.

"Pendant chacune de ces étapes, les divers organites et les divers constituants biochimiques croissent l'un par rapport à l'autre, en suivant des relations d'allométrie simple". (TEISSIER)

Nous avons essayé de définir ces relations d'allométrie dans un premier temps. C'est ainsi que sont apparues des différences spécifiques pour certains paramètres. De même certains "seuils critiques" ont pu être précisés. A chacun de ces points critiques, nous avons pu mettre en relation une transformation ultrastructurale. Ces transformations expliquant parfaitement les variations dans les lois de croissance observées.

Par exemple on peut voir, au moment de la libération du parasite, après formation de la "zone amorphe", un arrêt dans le développement de l'épimérite qui se traduit également par un changement dans la croissance du deutomérite.

On pourra également noter que la courbe de croissance de la largeur du protonérite du satellite (Bp(P)) est supérieure à celle du primate (Bp (A)) : ce qui correspond à la formation et à l'accroissement de la "coupe protonéritique".

A chacun de ces points critiques correspondent également des variations dans la composition chimique : apparition des mucopolysaccharides et disparition de ceux-ci en fin de syzygie.

Ainsi, en se limitant au seul problème de l'alimentation nous pouvons voir que parmi les hypothèses émises il y a plus d'un demi siècle par LEGER et DUBOSCOQ, à propos des "modes de nutrition des Grégarines", la troisième hypothèse apparaît exacte.

Pendant une partie du cycle l'alimentation a lieu à partir des cellules intestinales, par l'intermédiaire de l'épimérite.

Pendant une autre partie du cycle l'alimentation se fait à partir de la surface du corps et plus particulièrement au niveau du protonérite par l'intermédiaire des pores et en donnant entre autre les granules denses.

La conclusion à laquelle nous arrivons peut être tirée aussi bien de l'étude des courbes de croissance, que de l'ultrastructure, de la cytochimie ou de l'expérimentation.

Il est bien sûr évident que de nombreux points n'ont pas été abordés dans cette étude et que certains faits n'ont permis d'émettre que des hypothèses ; cependant ces données nouvelles conduisent à envisager de façon plus précise certains des mécanismes fondamentaux du développement de ces sporozoaires.

VUE D'ENSEMBLE ET PERSPECTIVES

Au cours de cette étude nous avons essayé de présenter un ensemble de résultats concernant le développement des Grégarines et plus particulièrement des Gregarinidae. Dès le départ certains faits sont connus : le développement de la plupart des espèces a été décrit par LEGER et DUBOSCQ surtout. En microscopie photonique seules les limites de résolution des instruments employés, n'ont pas permis à ces auteurs de saisir certains aspects. La biologie de ces protozoaires a également été envisagée, par GÖHRE par exemple, qui a fourni le schéma que nous avons présenté : répartition des Grégarines chez l'hôte ainsi que niveaux d'alimentation.

Reprenant ces données, nous avons essayé d'aller plus loin en recherchant tout d'abord :

- les critères spécifiques de croissance des individus
- les relations d'allométrie liant certains paramètres entre eux.

C'est ainsi que nous avons obtenu la courbe de croissance relative générale et montré que plusieurs étapes pouvaient être distinguées dans la croissance de ces protozoaires.

L'emploi du microscope électronique, nous a permis de suivre le développement de quelques Gregarinidae depuis le plus jeune stade (4^e) jusqu'à la syzygie. Nous avons pu mettre ainsi en évidence la structure de l'épinérite et son rôle possible dans l'alimentation, la formation du protomérite ainsi que du "noyau protoméritique" et sa transformation au moment de la syzygie. Le rôle "passif" du deutomérite qui, bien que présentant une certaine activité au niveau de l'épicyte chez Echinomera hispida, semble beaucoup moins actif chez les Gregarini-
dae.

Nous pouvons également distinguer un certain nombre de périodes dans le développement de ces sporozoaires, à l'échelle ultrastructurale, périodes se superposant parfaitement à celles décrites précédemment.

Enfin l'utilisation de méthodes cytochimiques et expérimentales, nous permet d'émettre un certain nombre d'hypothèses concernant tant l'absorption des aliments que la formation de produits de réserve qui semblent différents suivant les périodes définies plus haut.

Certains points restent à préciser :

La formation de la bague épimérisique par exemple, identité entre granules denses et mucopolysaccharides acides...

Cependant l'emploi de méthodes différentes est nécessaire pour pouvoir vérifier certaines des hypothèses présentées : l'utilisation de corps radioactifs par exemple devrait permettre de localiser les lieux d'absorption des aliments. Les techniques de cytochimie ultrastructurale, grâce aux résines hydrosolubles, pourraient peut-être également confirmer la nature des grains denses que nous avons rencontrés.

Enfin certains aspects expérimentaux, cultures de Grégarines entre autres, devraient permettre d'approfondir chacun des problèmes que nous avons envisagés ici.

C'est ce à quoi nous voudrions maintenant nous employer.

ANDERSON E. & HARVEY W. (1966)-

Active transport in *Cecropia* midgut II Fine structure of the
Midgut Epithelium

J. of Cell. Biol., 31, 1, 107-134

BARDELE Ch. F. (1966)-

Elektronenmikroskopische untersuchung an dem sporozyten
Eucoccidium dinophili (Grell)

Zeit. f. Zell., 74, 559-595

BASTIN A. (1919)-

Contribution à l'étude des Grégarines monocystidées

Bull. Biol., 53, 325-375

BAUDOIN J. (1966)-

A propos d'une Grégarine nouvelle : *Leidyana limnophili* n. sp.

Protistologica T. II, fasc. 4, 39

BEAMS H.W., TAHMISIAN T.N., DEVINE R.L. and ANDERSON E. (1959)-

Studies on fine structure of Gregarine parasite in the gut of
the Grasshopper, *Melanoplus differentialis*.

J. Protozool., 6, 136-146

BERNDT A. (1902)-

Beitrag zur Kenntnis der im Darne der Larve von *Tenebrio molitor*
lebendem Gregarinen.

Arch. f. Protist., 1, 375-420

BRASIL L. (1909)-

Documents sur quelques sporozoaires d'Annélides

Arch. f. Protist., 16, 107-142

CANNING E.U. (1961)-

The use of Histochemistry in the study of sexuality in the Coccidia with particular reference to the Adeleidae

Protozoology, August, 22-31

CHAMPY Ch. (1929)-

La croissance dysharmonique des caractères sexuels accessoires. Son importance biologique. Application pratique de ses lois.

Ann. Sc. Nat. Zool., 12, 193-244

CHARNIAUX - COTTON H. (1957)-

Croissance, régénération et déterminisme endocrinien des caractères sexuels d'Orchestia gammarella (Pallas) ; crustacé amphipode.

Ann. Sc. Nat. Zool., 11ème série, 411-559

CHARRET R. (1967)-

Caractères cytologiques du Thécamoebien Arcella polypora

Protistologica T. III, fasc. 1, 73-78

CHEISSIN E.M. and SNIGIREVSKAYA E.S. (1965)-

Some new data on the fine structure of the merozoites of Eimeria intestinalis (Sporozoa Eimeriidae)

Protistologica, 1, 121-126

CORBEL J. Cl. (1964)-

Infestations expérimentales de Locusta migratoria par Gregarina garnhami. Relations entre le cycle de l'hôte et celui du parasite.

C. R. Acad. Sc. Paris, T. 259

DANIELS M.I. (1938)-

"A cytological study of the Gregarine parasites of Tenebrio molitor, using the ultracentrifugation".

Quart. J. Microsc. Sc. Vol. 80

DEMBOWSKI J. (1913)-

"Versuche über die Merotomie der Gregarinen"

Arch. für Protist. Vol. 54

DESPORTES I. (1966)-

L'ultrastructure du gamète mâle de l'Eugrégarine Stylocephalus longicollis F. St.

C. R. Acad. Sc. T. 263

DESPORTES I. (1966)-

L'ultrastructure de la jonction entre le primitive et le satellite des associations de Gregarina blattarum (Eugregarines "Gregarinidae")

C.R. Acad. Sc., 262, 1869-1870

DESPORTES I. (1967)-

Ultrastructure et évolution du sporozoïte de Stylocephalus africanus Théodoridès, Desportes et Jolivet, Eugrégarine, Stylocephalidae.

C.R. Acad. Sc., 265, 423-426

DEVAUCHELLE G. & OGER Cl.-

Analyse biométrique des Grégarines du Tenebrio molitor L.

Protistologica (sous presse)

DEVAUCHELLE G. -

Etude de l'ultrastructure de la syzygie chez Gregarina polymorpha (Hamm)

J. of Protozool. (sous presse)

DEVAUCHELLE G. -

Etude ultrastructurale du développement des Grégarines du Tenebrio molitor L.

Protistologie (sous presse)

DOGIEL V.A., revised by POLJANSKY G.I. and CHEISSIN E.M. (1965)-

General Protozoology

Oxford at the clarendon Press 2nd ed.

FILIPPONIA.(1948)-

Gigaductus macrospora n. sp. Revisione del genere Gigaductus
Istituzione della nuova famiglia Gigaductidae (Gregarinidae)

Arch. Zool. Ital 33, 293-331

GANAPATI & NARASIMHAMURTI (1955)-

"Inclusions cytoplasmiques de la Grégarine Grebnickiella pixellae
parasite de l'intestin de Scolopendra morsistans" (Paraglycogen)

J. Zool. Soc. India, Vol. 92, T. 7

GÖHRE E. (1943)-

Untersuchungen über den plasmatischen Feinbau der Gregarinen mit besonderer Berücksichtigung der Sexualitätsverhältnisse.

Arch. f. Protistenk, 96, 295

GRASSE P.P. (1953)-

Traité de Zoologie, T. I, fasc. II

GRASSE P.P. & THEODORIDES J. (1959)-

Recherches sur l'ultrastructure de quelques Grégarines.

Ann. Sc. Nat. Zool., 12ème série, 1, 237-252

HARRY O.G. (1905)-

Studies on the early development of the Eugrégarine ; Gregarina garnhami.

J. of Protozool., 12, 296-305

HENNERE E. (1967)-

Etude cytologique des premiers stades du développement d'une Coccidie Myriosporides amphiglenae.

J. Protozool., 14, 27-39

HENNERE E. & VIVIER E. (1964)-

Observation sur les croissances relatives du caryosome du noyau et du trophozoïte chez Coelotropha durhoni (Vivier) parasite de Nereis diversicolor (O.F. Müller)

1° Congr. inter. Parasitol. Rome

HUXLEY J.S. (1932)-

Probléms of relative growth

Methuen Co London

IMBRIE (1956)-

Biometrical Methods

Bull. Am. Mus. of Nat. Hist., Vol. 108, 217-241

JOYET-LAVERGNE Ph., (1926)-

Les colorations vitales des Grégarines et les caractères de sexualisation du cytoplasme.

C.R. Acad. Sc., 182, 1295-1297

KEILIN D. (1918)-

On the occurrence of a cephaline Gregarine Leidyana tinei n. sp. in Lepidopterous larve.

Parasitology 10, 406-410

KERMACK K.A. & HALDANE J.B.S. (1950)-

Organic correlation and allometry

Biometrika 3, 30-41

KLUG H. (1959)-

Cytomorphologische Untersuchungen an Gregarinen

Biol. Zbl. 78, 630-650

KUCIAS (Von) J. und STARZYCKA T.

Zur Frage einer Wechselwirkung beim Gamontenpaar von Gregarina polymorpha Hammerschmidt

Biol. Zentr., 84, 753-758

KÜMMEL G. (1958)-

Die Gleibewegung der Gregarinen, Elektronenmikroskopische und experimentelle Untersuchungen.

Arch. f. Protistenk., 102, 501-522

KUSCHAKEWITSCH (1907)-

Beobachtungen über vegetative, degenerative und germinative Vorgänge bei den Gregarinen des Mehlwurmdarms

Arch. f. Protisten Suppl. 1

LACY D. and MILES H.B. (1959)-

Observations by electron microscopy on an Acephaline Gregarine (Apolocystis elongata)

Nature 183, 1456-1457

LEGER L. (1892)-

Recherches sur Les Grégarines

Tabl. Zool. 3, 1-183

LEGER L. (1896)-

Nouvelles recherches sur les Polycistidés parasites des Arthropodes terrestres.

Ann. Fac. Sc. Marseille Vol. 6, 1-54

LEGER L. & DUBOSCQ O. (1902)-

Les Grégarines et l'épithélium intestinal chez les Trachéates

Arch. Parasitologie 6, 377-475

- LEGER L. & DUBOSCQ O. (1904)-
Nouvelles recherches sur les Grégarines et l'épithélium intestinal
Arch. f. Protistenk. 4, 335,383
- LEGER L. & DUBOSCQ O. (1908)-
L'évolution schizogonique de l'Aggregata (Eucoocidium) eberthi
(Labbé)
Arch. f. Protistenk. 12, 44-108
- LEGER L. & DUBOSCQ O. (1909)-
Etudes sur la sexualité chez les Grégarines
Arch. f. Protistenk. T. 17, 19-134
- LENDER Th. & LAVERDURE A.M. (1964)-
L'évolution de l'ovaire, la vitellogenèse et la sécrétion des
"corpora allata" chez la nymphe et l'adulte de Tenebrio molitor
(Coléoptère)
Bull. Soc. Zool. 4, 495-509
- LEWERENZ H.J. (1967)-
Zur vitalen fluorchromierung granulärer Einschlüsse in Gregarinen
Naturw 2, 49-50
- LISON (1960)-
Histochemie et cytochimie animales
Gauthier-Villars Ed. Paris
- LUDVIK J. (1961)-
Electron microscopic study of some parasitic Protozoa
Proc. First Intern. Cong. Protozool. Prague, Progress in Proto-
zoology Publ. Czechosl. Acad. Sc. 387-392

MAC GREGOR H.C. and THOMASSON P.A. (1965)-

The fine structure of two Archigregarines, Selenidium fallax
and Ditrypanocystis cirratuli.

J. of Protozool. 12, n° 3, 438-443

MONJALLOU A. (1963)-

Introduction à la méthode statistique

Ed. Vuibert Paris

MUHL (1921)-

"Zur kenntnis der Morphologie und Physiologie der Mehlwurm
Gregarinen"

Arch. J. Prot. 1921, 43, 361-414

NAVILLE A. (1931)-

Les Protozoaires : cycles chromosomiques et sexualité

Phys. Hist. Natur. Gén. 41, 1-223

NELSON T.C. & SMITH J.A. (1926)-

Multiple association in Gregarina polymorpha

J. of Parasitol., 12, 47-51

NOZAWA K. (1950)-

Studies on the Nucleo-plasmic Ratio I. General Problems with
special Reference to the Ratio in the Protozoa.

Annot. Zool. Japon, 23, 135-174

OGER Cl. (1965)-

Analyse biométrique de la croissance de Paramecium caudatum.
Intérêt pour l'étude de la conjugaison

Protistologica T. I, fasc. 2, 71-80

OGER Cl. & VIVIER E. (1965)-

Observations d'ordre biométrique sur quelques variétés françaises de Paramecium caudatum Ehrb. Intérêt pour l'étude de leur sexualité.

Arch. Zool. Ex. (Protistologica) T. 105 fasc. 2

OGER Cl. HENNERE E. VIVIER E. (1965)-

Etude de la croissance relative du noyau et du caryosome chez la Coccidie Coelotropha durchoni, parasite de Nereis diversicolor

C. R. Soc. Biol., 159 (4) 849

ORMIERES R. (1966)-

Grégarines parasites de Myriapodes Chilopodes : observations sur les genres Echinomera (Labbé 1899) et Acutispora (Crawley 1903)

Protistologica T. II fasc. 1, 15-21

ORMIERES R. (1967)-

Leidyana peregrinata n. sp. Eugregarine parasite de Lépidoptères Pyralidae, cycle normal et cycle coelomique.

Protistologica III, fasc. 3, 295-300

PEARSE A.G. (1961)-

Histochemistry Theoretical and Applied

J. et A. Churchill Ed. London

PFEFFER E. (1910)-

Untersuchungen über die Gregarinen im Darm der Larve von Tenebrio molitor

Arch. f. Protist. 19, 107-118

PHILLIPS N.E. and MAC KINNON D.L. (1945)-

Observations on a Monocystid Gregarine Apolycystis elongata n. sp.
in the seminal vesicles of Eisenia foetida (Sav.)

Parasitology 36, 65-74

PITELKA D.R. (1963)-

Electron microscopic structure of Protozoa

Pergamon Press, Oxford

PORCHET - HENNERE E. (1967)-

Etude des premiers stades du développement de la Coccidie

Coelotropha durchoni

Zeit. f. Zellf. 80, 556-569

REEVE E. (1940)-

Relative growth in the snout of Anteaters. A study in the
application of quantitative methods to systematics.

Ann. Zool. Soc. London sér. A 110, 47-80

REGER J.F., BARNETTE A. & POGER M.P. (1967)-

Observations on an unusual membrane complex found in Gregarines
in the Barnacle Balanus tintinnabulum

J. Ultr. Res. 18, 422-427

REGER J. F. (1967)-

The fine structure of gregarine Pyxincides Balani parasitic in
the Barnacle Balanus tintinnabulum

J. of Protozool. 14, 408-426

REICHENOW (1928)-

Ergebnisse mit der Nuclealfärbung bei Protozoen

Arch. f. Protistenk. 61, 144-165

REY P. (1931)-

Coloration vitale et potentiel d'oxydo réduction chez les Grégarines.

C. R. Soc. Biol. 107, 1508-1510

REY P. (1939)-

Potentiel d'oxydo réduction et sexualité chez les Grégarines

C. R. Soc. Biol. 107, 611-614

ROSENBAUM R.M. & WITNER M. (1962)-

The activity of intracytoplasmic enzymes associated with feeding and digestion in *Paramecium caudatum*. The possible relationship to neutral red granules.

Arch. f. Protistenk. Vol. 106, 223-240

SCHELLACK C. (1907)-

Über die Entwicklung und Fortpflanzung von Echinomera hispida (Sch.)

Arch. f. Protistenk. Vol. 9, 297-345

SCHEWIAKOFF W. (1894)-

Über die Ursachen der fortschreitenden Bewegung der Gregarinen.

Z. f. Wissen Zool. 58, 340-354

SCHNEIDER A. (1882)-

Seconde contribution à l'étude des Grégarines

Arch. Zool. Exp. 10, 423-450

SCHNEIDER A. (1885)-

Etude sur le développement des Grégarines

Tabl. Zool. 1, 10-24

SCHNEIDER A. (1887-1892)-

Grégarines nouvelles ou peu connues

Tabl. Zool. 2, 67-85

SCHOLTYSECK E. (1963)-

Über das Wachstum von Kern und Cytoplasma bei einigen Telosporidien

Acad. Sci. Publ. 271

SCHREVEL J. (1967)-

L'ultrastructure de la région antérieure de la Grégarine Selenidium et son intérêt pour l'étude de la nutrition chez les Sporozoaires.

J. de Microscopie (sous presse)

SCHREVEL J. & VIVIER E. (1965)-

Aspects ultrastructuraux et cytochimiques du mucron et de l'épimérite de quelques grégarines parasites d'Annelides polychètes.

Second. Intern. Confer. on Protozool. London August 1965

SCHREVEL J. & VIVIER E. (1966)-

Etude de l'ultrastructure et du rôle de la région antérieure
(mucron et épimérite) de grégarines parasites d'Annelides
Polychètes.

Protistologica T. II, 3, 17-28

SCHWARTZ D.

Méthodes statistiques à l'usage des Médecins et des Biologistes
Flammarion Ed.

SIEDLECKI M. (1901)-

Sur les rapports des Grégarines avec l'épithélium intestinal.

Soc. Biol. T. 53

SOKOLOV B. (1912)-

Studien über Physiologie der Gregarinen

Arch. f. Protistenk. 27, 260-314

SPRAGUE V. (1941)-

Studies on Gregarina blattarum with particular reference to
the chromosome cycle.

J. of Parasit. 26, (suppl.) 26-27

STEIN G.A. (1960)-

A cytochemical study of various stages of the life cycle of
Gregarines from the Dragon flies' lawas.

STEIN G.A. (1961)-

Cytochemical study of some stages of life cycle of polysystic
Gregarines

Progress in Protozoology Prague Août 1961

TANAKA S. (1962)-

A method of Analysing a Polymodal Frequency Distribution and its Application to the Length Distribution of the Porgy, Tauius tumifrons.

J. Fish. Res. Bd. Canada, 19 (6), 1143-1159

TAYLOR B.J.R. (1965)-

The Analyses of Polymodal frequency distributions

J. Anim. Ecol. 34, 445-452

TEISSIER G. (1927)-

La croissance nucléaire en fonction de la croissance cellulaire au cours de l'ovogénèse, chez Hydractiniaiechinata

C. R. Soc. Biol. 97, 1524-1525

TEISSIER G. (1933)-

Les lois élémentaires de la croissance

Ann. et Bull. Soc. Roy. Sc. Med. et Nat. Bruxelles n° 3-4, 1-42

TEISSIER G. (1934)-

Dysharmonie et discontinuité dans la croissance

Act. Sc. 35 Hermann Edit.

TEISSIER G. (1948)-

La relation d'allométrie. Sa signification statistique et biologique

Biométries n° 4, 14-53

TEISSIER G. (1955)-

Allométrie de taille et variabilité chez Maia squinado

Arch. Zool. Exp. 4, 222-264

THEODORIDES J. (1960)-

Etude des Eugrégarines au microscope électronique

15° Congr. Intern. de Zool. Dect. VI

TUZET O. & ORMIERES R. (1963)-

Une curieuse évolution du noyau protoméritique des Grégarines.

Arch. Zool. Exp. et Gén. 102, 225-230

VAGO C. & LAPORTE M. (1965)-

Microscopie électronique des Symbiontes globuleux des Aphides.

Ann. Soc. Ent. Franc. (N.S.) 1 (1), 181-196

VAVRA I.

Etude au microscope électronique de la morphologie et du développement de quelques microsporidies.

C. R. Acad. Sc. Paris T. 261, 3467-3470

VIVIER E. (1963)-

Premières observations sur l'ultrastructure d'une Coccidie : Cae-
lotropha durchoni (Vivier) parasite de Nereis diversicolor (Anne-
lida polychète)

Ann. Inst. Pasteur de Lille Vol. IV, 217-226

VIVIER E. (1965)-

Sur quelques particularités de certains organites cytoplasmiques
chez les Sporozoaires (Golgi et Mitochondries)

Coll. Micros. Elect. de Marseille J. Micros. 1965 T.7 n° 1

VIVIER E. (1966)-

Variations ultrastructurales du chondriome en relation avec le mode de vie chez des Protozoaires

Proc. 6th. Intern. Congr. Electr. Microscopy Kyoto Vol. II
Biology, Ryōdi Uyeda edit., Maruzen Co., Tokyo, 247-248

VIVIER E.

Etude au microscope électronique de la spore de Mechnikovella Hovassei, NSP, appartenance des Mechnikovellidae aux Microsporidies.

C.R. Acad. Sc. Paris 260, 6982-6984

VIVIER E. (1967)-

Observations ultrastructurales sur l'enveloppe nucléaire et ses "pores" chez des Sporozoaires.

J. de Microsc. 6, 371-390

VIVIER E. (1967)-

L'organisation ultrastructurale corticale de la Grégarine Lecudina pellucida ; ses rapports avec l'alimentation et la locomotion.

J. of Protozool. (sous presse)

VIVIER E. & HENNERE E. (1964)-

Cytologie, cycle et affinités de la Coccidie Coelotropha durchoni (n. no.) (=Eucoccidium durchoni) parasite de Nereis diversicolor.

Bull. Biol. de la Fr. et Bel. T. 98, fasc. 1

VIVIER E. & HENNERE E. (1965)-

Ultrastructure des stades végétatifs de la Coccidie Coelotropha durchoni.

Protistologica I, 1, 89-104

VIVIER E., HENNERE E. & SCHREVEL J. (1965)-

Etude de quelques caractères ultrastructuraux communs à diverses Grégarines et Coccidies

2nd Intern. Conf. Protozool., London, Research in Protozoology, Excerpta medica, Intern. Congr. ser. n° 91, 151-152

VIVIER E., ORMIERES R. & TUZET O. (1963)-

Observations sur le cycle et les affinités des Grégarines parasites du Polychète Perinereis cultrifera Grube.

Arch. Zool. Exp. et Gén. T. 103, notes n° 1

VIVIER E. & SCHREVEL J. (1964)-

Etude au microscope électronique d'une Grégarine du genre Selenidium parasite de Sabellaria alveolata L.

J. Microscopie n° 6, 3, 651-670

VIVIER E. & SCHREVEL J. (1966)-

Les ultrastructures cytoplasmiques de Selenidium hollandei n.sp., Grégarine parasite de Sabellaria alveolata.

J. Microscopie n° 2, 5, 213-228

VIVIER E., SCHREVEL J. & HENNERE E. (1964)-

L'ultrastructure de la paroi de quelques Sporozoaires, ses rapports avec certains organites cytoplasmiques, contrôle possible dans la nutrition.

Proc. 1st Intern. Congr. Parasitology, Rome, Tamburini edit. 1966, Vol. I, 290-291

VIVIER E., SCHREVEL J. & HENNERE E.

Corrélations entre le cycle de quelques Sporozoaires et le cycle de leur hôte (Annelides Polychètes)

Arch. Zool. Exp : Protistologica n. 113

WATSON M.E. (1916)-

Studies on Gregarines

Illinois Biol. Monogr., 2, n° 3, 3-258

WATSON M.E. (1917)-

The development of Gregarines and their relation to the host tissues in *Stenophora lactaria*

J. Parasito. Urbana T. 3



PLANCHE I

fig.1- Jeune Grégarine au stade 1 - Longueur 4 microns -
A ce stade l'épimérite (E) est formé, on distingue déjà la zone corticale. A l'intérieur on trouve quelques vacuoles (v) et de l'ergastoplasme (e). Le corps du parasite est surtout occupé par le noyau dont on distingue très nettement la membrane (mn).

Gr. x 17.000

fig.2- Aspect de la paroi (P) du corps de la Grégarine. Dès ce stade les trois membranes sont présentes : membrane externe (me), séparée des deux autres, membrane moyenne (mm) et membrane interne (mi) accolées par un feuillet.

Gr. x 60.000

fig.3- Aspect d'une Grégarine au stade 1 - Longueur 6 microns - Une vacuole (v) apparaît dans l'épimérite, d'autres, plus petites, dans le corps du parasite. On notera la présence d'ergastoplasme. La zone corticale (zc) apparaît très nettement sur cette photo.

On peut également distinguer les membranes nucléaires.

Gr. x 16.000

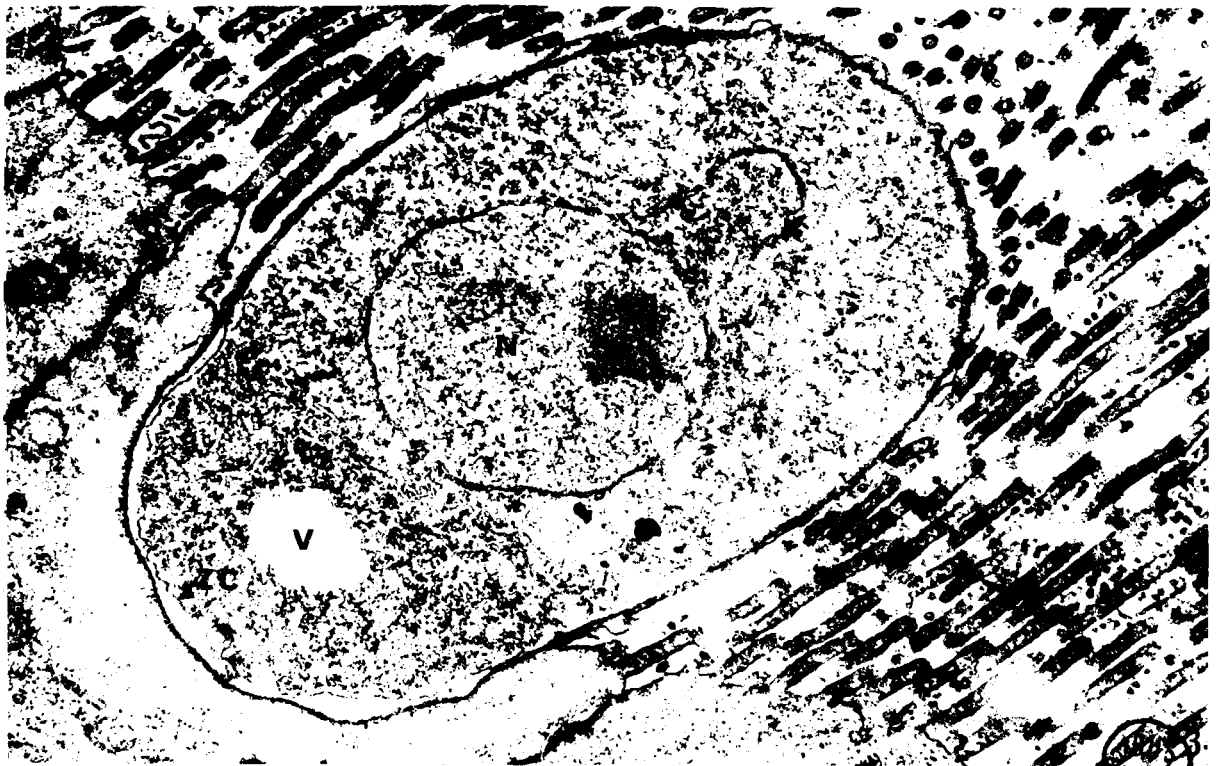


PLANCHE II

fig.4- Grégarine au stade 2 - Longueur du parasite : 10 microns environ - On trouve au niveau de l'épimérite quelques mitochondries (m). Le noyau (N) semble migrer vers le corps du parasite.

L'épicyte présente déjà des plis (p).

Dans la cellule hôte on peut distinguer les "microtubules" () qui pénètrent dans les villosités intestinales. Les mêmes "microtubules" se retrouvent au niveau de la membrane épiméritique.

Gr. x 14.000

fig.5- Grégarine en fin de stade 2 - Longueur 15 microns - La forme de l'épimérite est caractéristique de ce stade : il est globuleux. On trouve différents types d'inclusions : mitochondries (m), ergastoplasme (e) et vacuoles (v). Le noyau (N) montre un caryosome (k) en début de "vacuolisation".

Gr. x 10.000

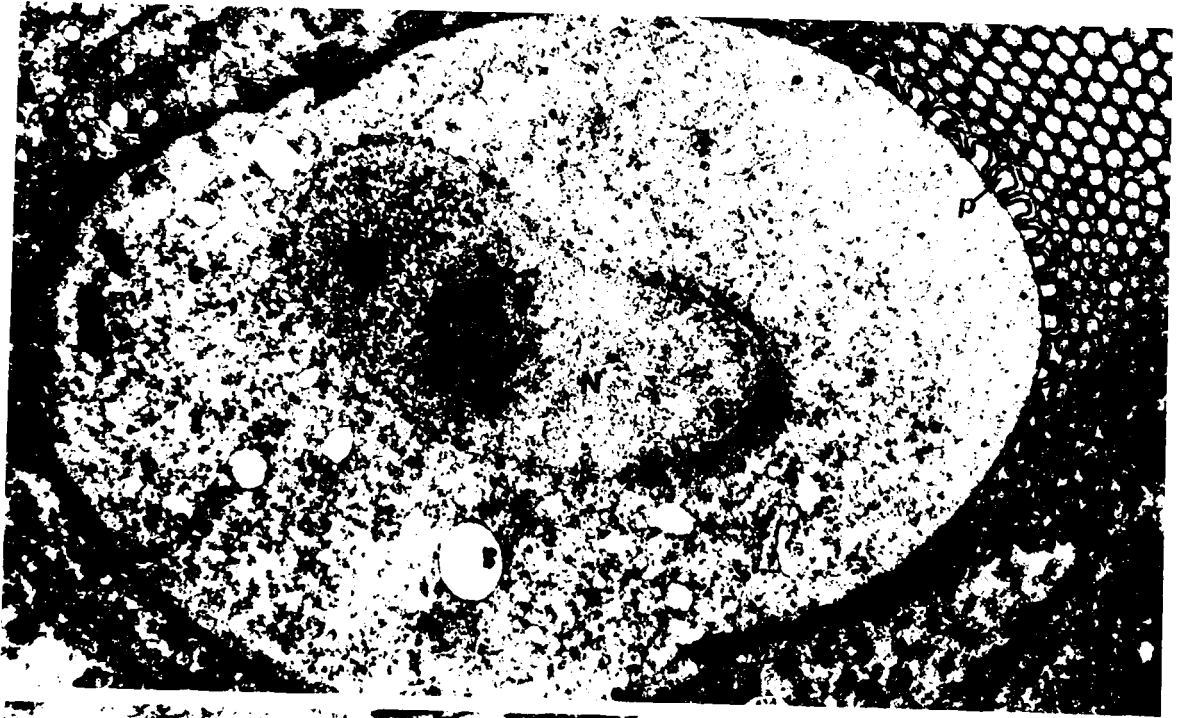


PLANCHE III

fig.6- Grégarine au stade 2 - Longueur 12 microns - On trouve à ce stade des mitochondries (m) dans l'épimérite (E). On notera également la présence, dans la cellule hôte d'un épimérite (E) digité de Gregarina polymorpha à un stade avancé.

Gr. x 16.000



LILLE

PLANCHE IV

fig.7- Epimérite d'une Gregarinidae. On distingue la zone corticale (zc) limitée à l'extérieur par deux membranes et à l'intérieur par une seule, la zone centrale avec des mitochondries (m), des vacuoles (v), des ribosomes (r) et des granulations de paraglycogène (pg).

Gr. x 8.000

fig.8- Détail de la "bague épiméritique" avec les membranes de la Grégarine (m) et la membrane cellulaire (M) accolée.

Gr. x 85.000

fig.9- Protomérite de Gregarina steini. Celui-ci est séparé du deutomérite par le septum (sp). A l'intérieur on y rencontre de nombreuses inclusions : paraglycogène (pg), mitochondries (m), vacuoles (v), golgi (g) et ribosomes.

On remarquera le début de la formation du "noyau protoméritique" (n). La paroi (P) ne présente pas de plis.

Gr. x 4.000



PLANCHE V

fig. 10- Epimérite de Gregarina steini. On y trouve une zone corticale (zc) et une zone centrale (zm) dans laquelle on voit des mitochondries (m), des vacuoles (v), du paraglycogène (pg), quelques lames ergastoplasmiques (e) et des ribosomes (r) en grand nombre.

Gr. x 45.000





PLANCHE VI

fig. 11- Epimérite "droit" chez Gregarina polymorpha. On remarquera la zone corticale (zc) et la zone centrale (zm). La bague de jonction (b) est située au niveau des villosités intestinales. Dans la partie centrale on voit du paraglycogène (pg), des mitochondries (m) et des ribosomes (r). On notera l'abondance des évaginations (i) de la membrane interne (mi) vers la zone corticale.

Gr. x 4.000





PLANCHE VII

fig. 12- Epimérite "digité" chez Gregarina polymorpha. Là en-
core, on retrouve la zone corticale (zc) et la zone centra-
le (zm). Dans cette dernière on trouve des mitochondries (m),
des vacuoles (v), des ribosomes (r) et du paraglycogène (pg).
Gr. × 8.000





LILLE

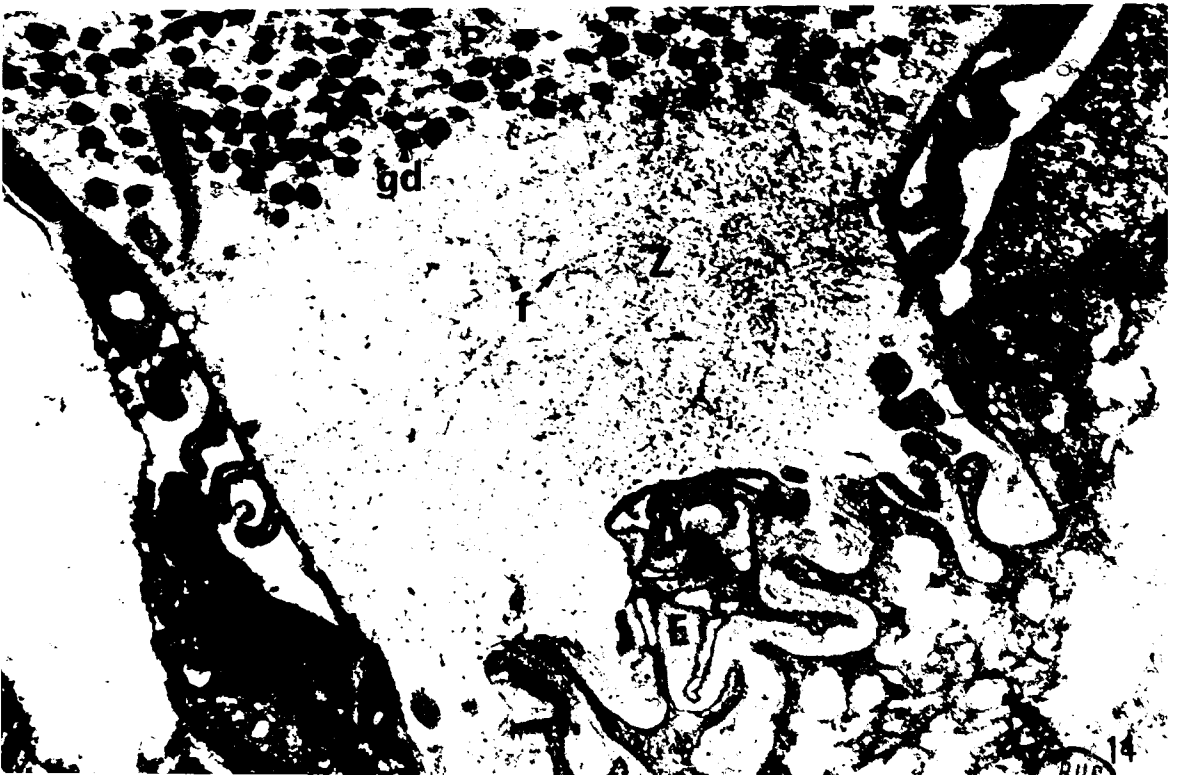
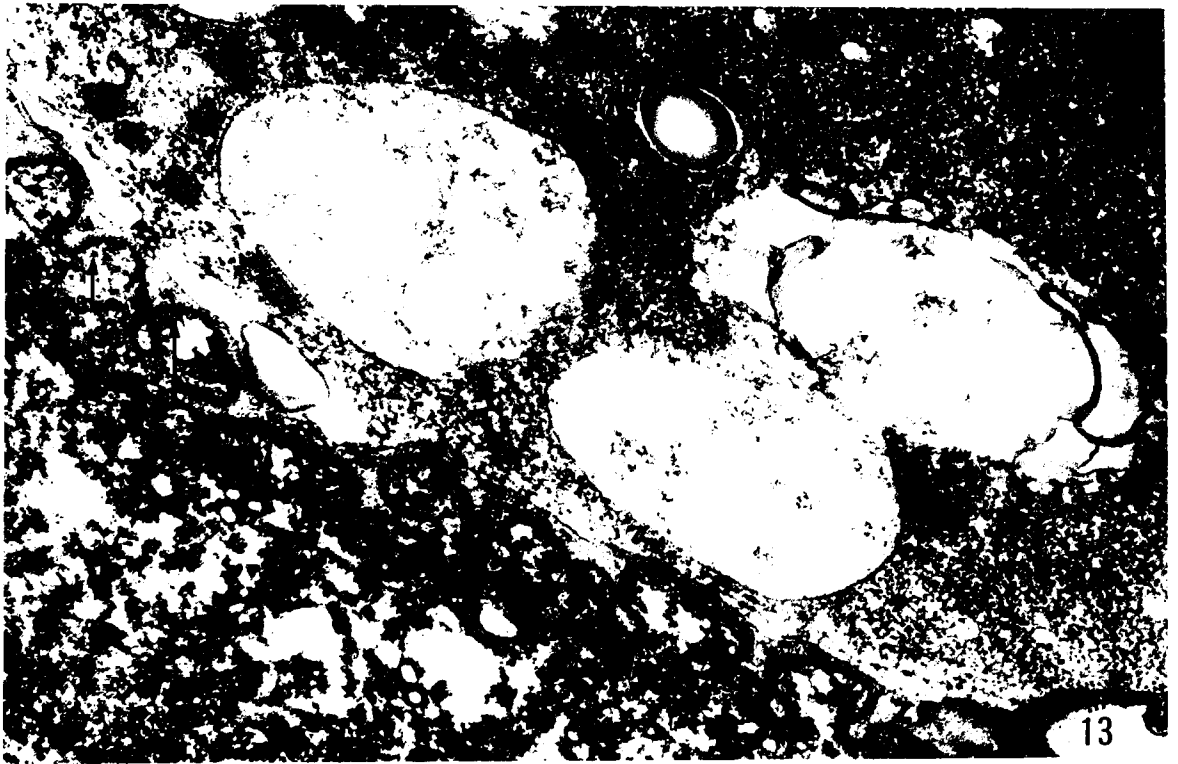
PLANCHE VIII

fig.13- Epimérite "plat" de Gregarina cuneata. Celui-ci se présente sous forme de petits "rhizoïdes" (R). Au contact de cet épimérite on peut voir des microtubules (?) en coupes transversales, (flèches).

Gr. x 30.000

fig.14- Gregarina polymorpha au cours de son détachement. L'épimérite (E) semble se "ratatiner" : il est isolé du corps du parasite par une large zone (Z) dans laquelle ne se trouve aucune inclusion si ce n'est de fines fibrilles (f). Au niveau du protomérite (P) on voit de nombreux granules denses (gd).

Gr. x 12.000



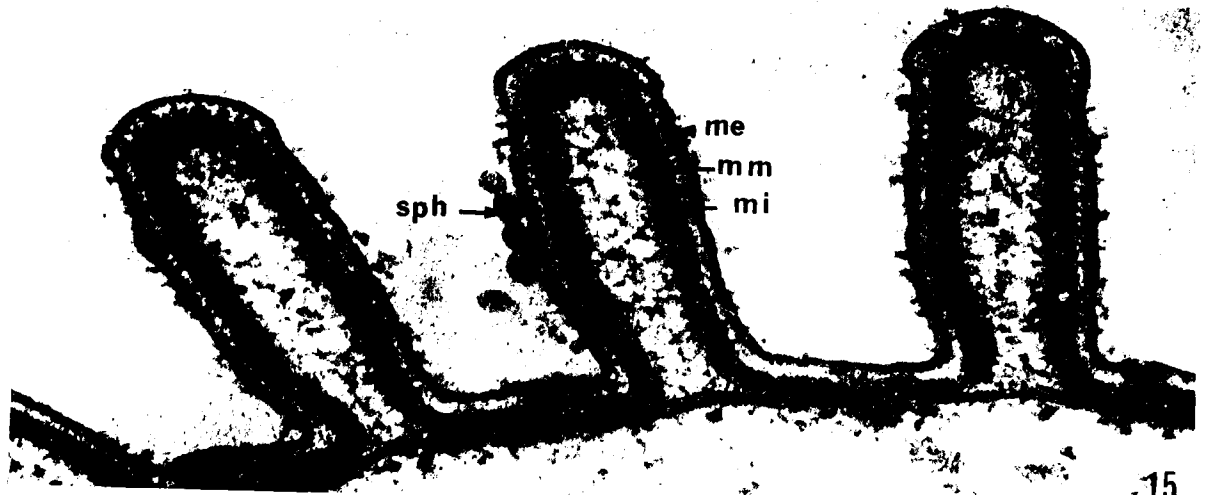
BUS
LILLIE

PLANCHE IX

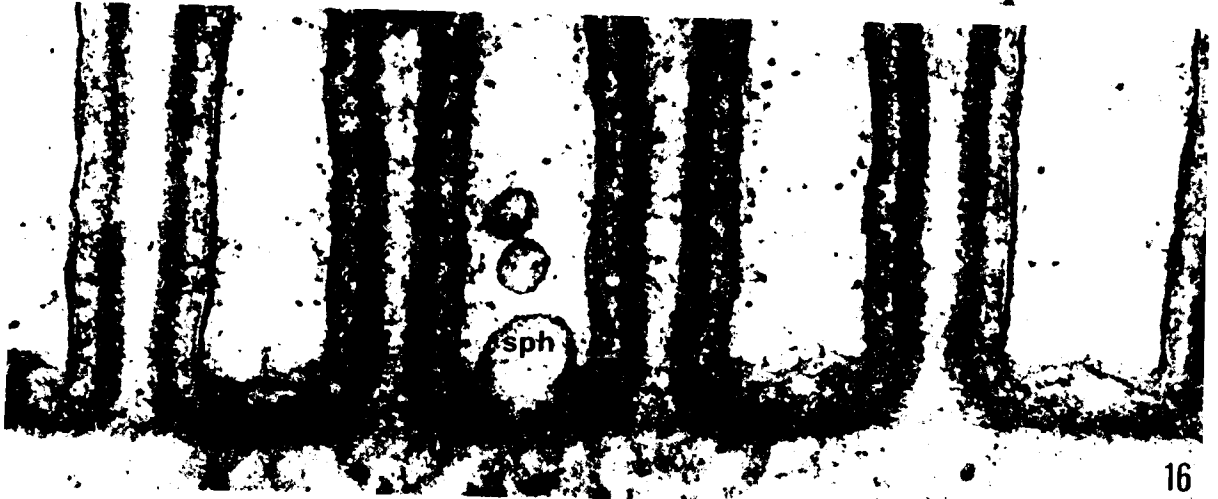
fig.15- Détail des plis épicytaires : on retrouve ici la structure classique décrite précédemment, et en particulier les 3 membranes : externe (me), moyenne (mm) et interne (mi).
On remarquera la présence de sphérules (sph).
Gr. x 70.000

fig.16- Détail de la base des plis épicytaires avec des sphérules (sph) qui semblent se former à partir de la membrane externe.
Gr. x 75.000

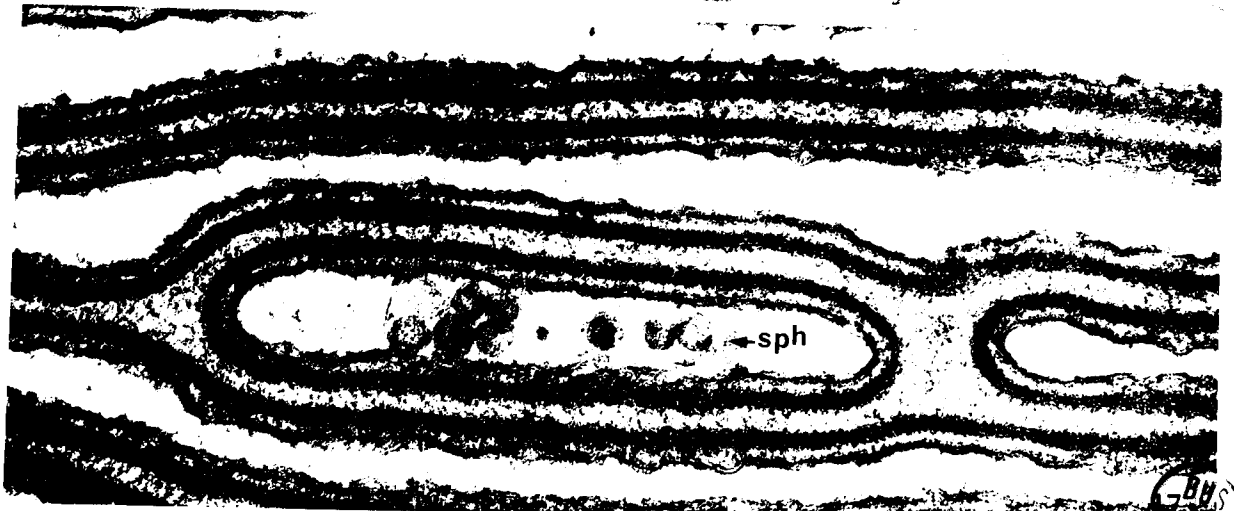
fig.17- Plis épicytaires coupés longitudinalement. Ces plis se ramifient par endroit : la structure est partout identique. Au centre, des sphérules (sph) dont la paroi présente l'allure d'une "unit membrane".
Gr. x 70.000



15



16



BBS

PLANCHE X

fig.18- Epicyte et ectoplasme d'Echinomera hispida. Il n'y a pas ici de lames basales, par contre les plis sont riches en inclusions : granules denses (gd) et vacuoles (v).

On notera le grand nombre de pores au niveau de la paroi (flèches). A la base de ces plis et dans l'ectoplasme se trouvent de nombreuses fibrilles (f).

Gr. x 20.000

fig.19- Détail des plis épicytaires : on voit nettement la membrane externe (me) et les membranes internes (ms). Entre les deux on retrouve la "couche intermédiaire" (ci).

Dans le cytoplasme épicytaire on distingue des vacuoles (v) et des grains denses.

Gr. x 38.000

fig.20- Détail de l'épicyte avec un pore formé par invagination de la membrane externe. Le "goulot" est entouré par un anneau produit sans doute par la couche sous-jacente (flèche). A la partie apicale, on voit les fibres osmiophiles.

Gr. x 40.000

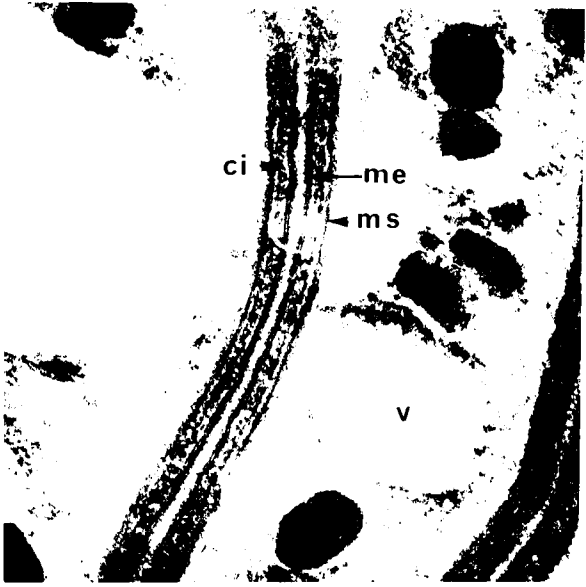
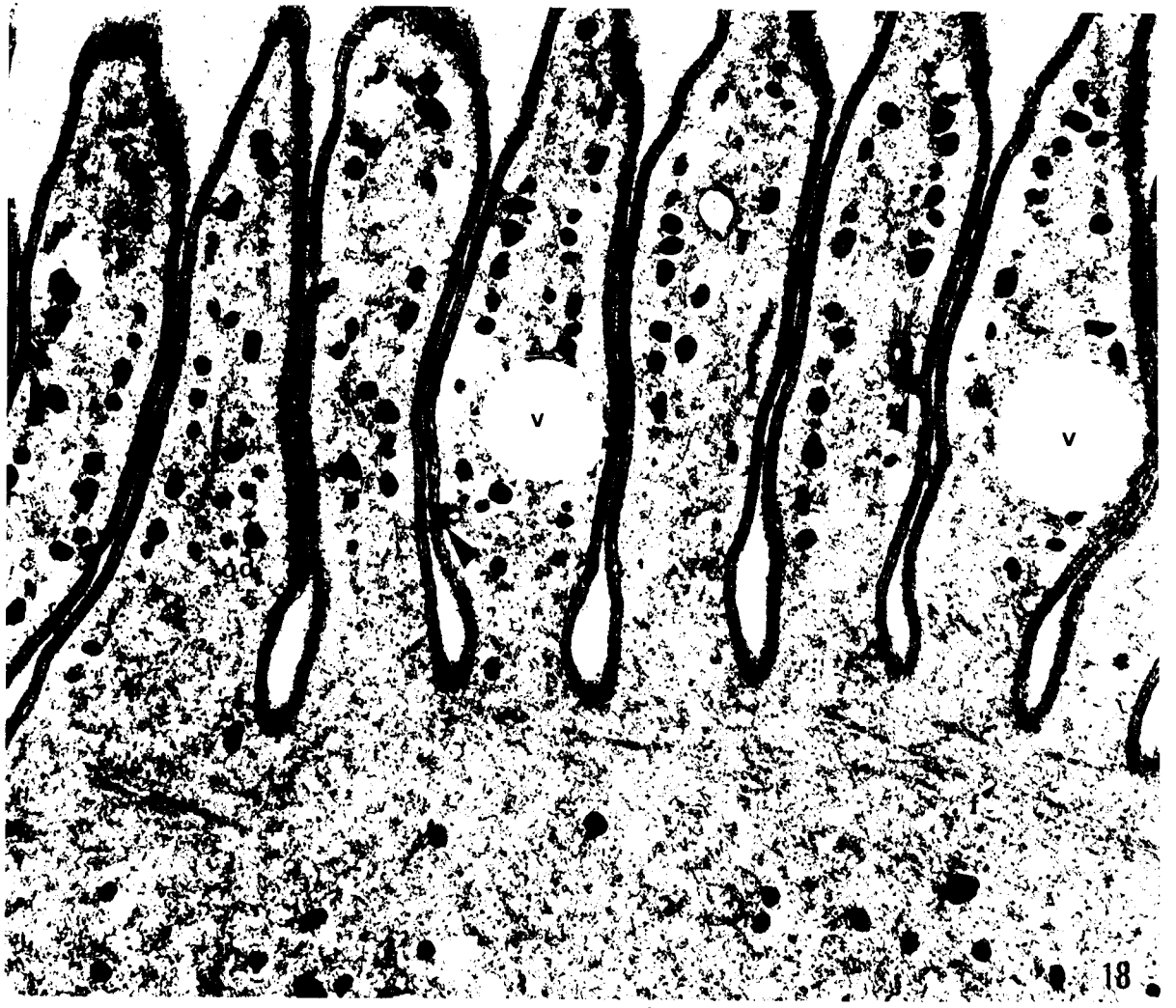


PLANCHE XI

fig.21- Noyau protoméritique (n) en début de formation : il apparaît comme une zone circulaire entourée de quelques inclusions, mais il semble vide.

Gr. x 27.000

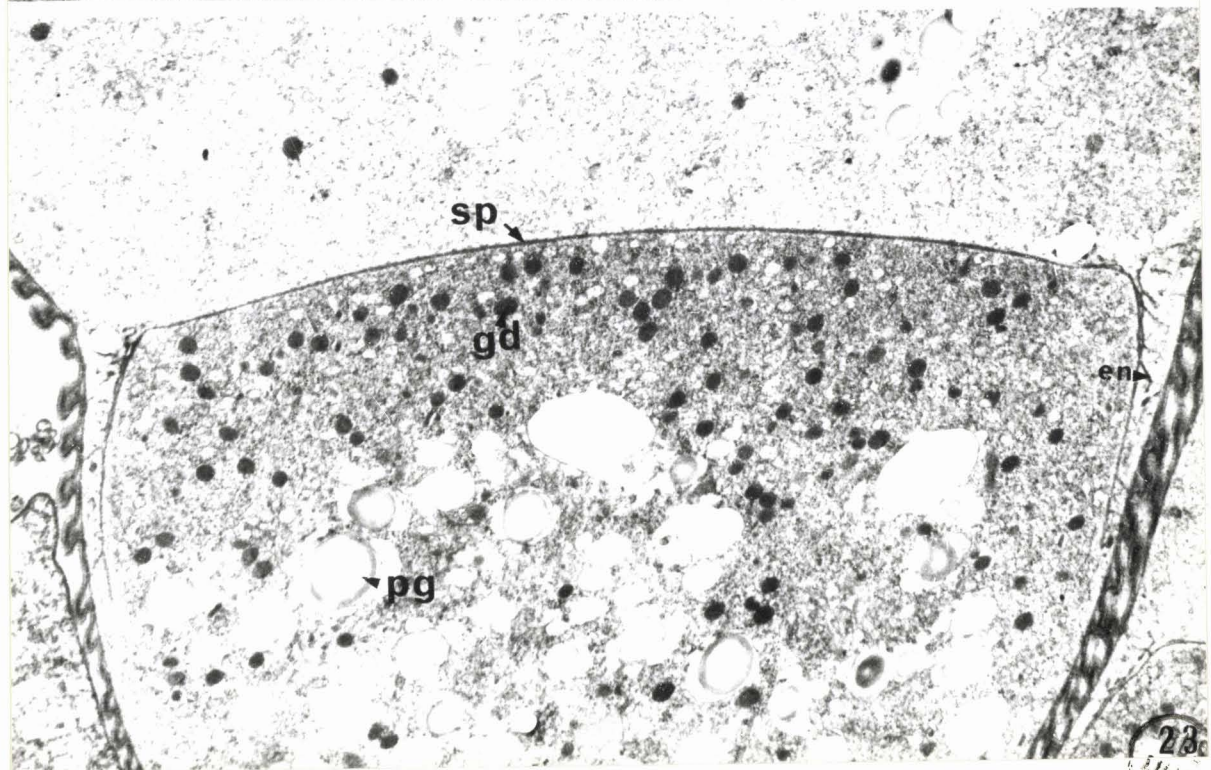
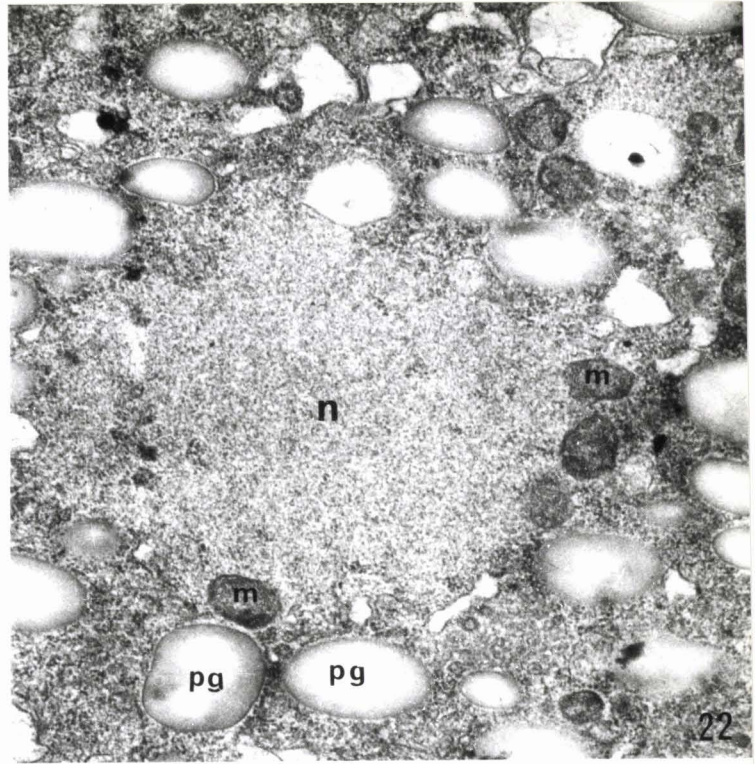
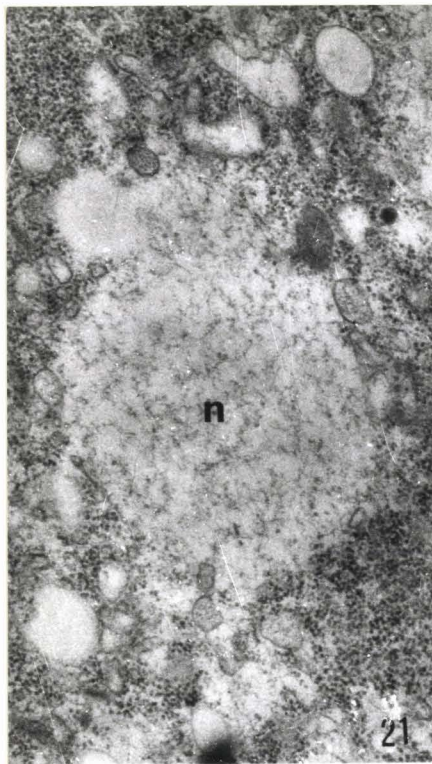
fig.22- Noyau protoméritique (n) en cours de formation : il est entouré par du paraglycogène (pg) et des mitochondries (m).

Gr. x 25.000

fig.23- Protomérite en fin de différenciation. Le septum (sp) semble entourer l'endoplasme, il émet vers la paroi des fins filaments (en). Le contenu protoméritique est riche en grains denses (gd). On y trouve encore du paraglycogène (pg).

Gr. x 8.000





23
LIFE

PLANCHE XII

fig.24- Noyau (N) d'une Grégarine avec sa double membrane et les pores nucléaires. La membrane externe (me) est parfois couverte de ribosomes. Le karyosome (k) coupé tangentiellement apparaît hétérogène.

Gr. × 37.000

fig.25- Membrane nucléaire chez une Grégarine âgée : elle apparaît encore double, mais la paroi interne (mi) est tapissée de fines fibrilles (f).

Gr. 75.000

fig.26- Noyau en coupe tangentielle montrant, à sa proximité, de nombreux polysomes (p).

Gr.55.000

fig.27- Vacuole (v) intracytoplasmique en continuité avec le reticulum endoplasmique. Cette figure se rencontre dans chacun des 3 segments.

Gr. × 40.000



AUS
LILLE

PLANCHE XIII

fig.28- Zone de jonction entre Primate (P) et Satellite (S).
Chez le Primate, l'épicyte apparaît typique, tandis que chez
le Satellite, on ne retrouve plus de lame basale individualisée,
ni de densifications apicales (d ap).

Gr. × 36.000

fig.29- Protomérite (PR) du Satellite avec formation de la
"coupe protoméritique" (CP).

On remarquera, au niveau de ce protomérite et de la
"coupe" l'abondance de grains denses (gd) et l'absence de para-
glycogène.

La lame basale sous épicytaire est restée à sa posi-
tion primitive.

Gr. × 12.000

fig.30- Section dans la zone de contact au milieu de la "cou-
pe protoméritique" à un stade plus avancé que le précédent. Il
apparaît de nombreuses invaginations, lesquelles sont souvent
percées de pores (flèches).

Gr. × 10.000





LILLE BUS LILLE

PLANCHE XIV

fig.31- Vue d'ensemble de la partie antérieure d'un Satellite.
On trouve la coupe protoméritique (CP), le protomérite (PR) et
le deutomérite (D).

On remarquera la répartition des grains denses, ainsi
que celle du paraglycogène.

Le septum (sp) ne s'accrole pas à l'épicyte à ses ex-
trémités, il semble plutôt remonter dans chaque segment.

Gr. x 4.000





pg

SOS
LILLE

PLANCHE XV

fig.32-33- Invaginations profondes dans l'épicyte du Satellite.
Ces invaginations sont parfois très importantes, et le plus souvent elles sont fort chargées en sphérules (sph).

On remarquera à proximité les grains denses (gd) qui semblent composés de 2 parties.

fig.34- Section tangentielle au niveau de la "coupe protomé-
ritique". La zone fibrillaire émet vers les plis épicytaires de nombreux filaments identiques aux "ectoplasmic networks" (en)

On remarquera également les granulations denses (gd).

fig.35- Coupe transversale dans le Noyau (N) d'un individu en syzygie. La membrane (mn) est chargée sur sa face interne de fines fibrilles. Le caryosome présente une partie centrale, dense aux électrons, et une zone périphérique hétérogène.

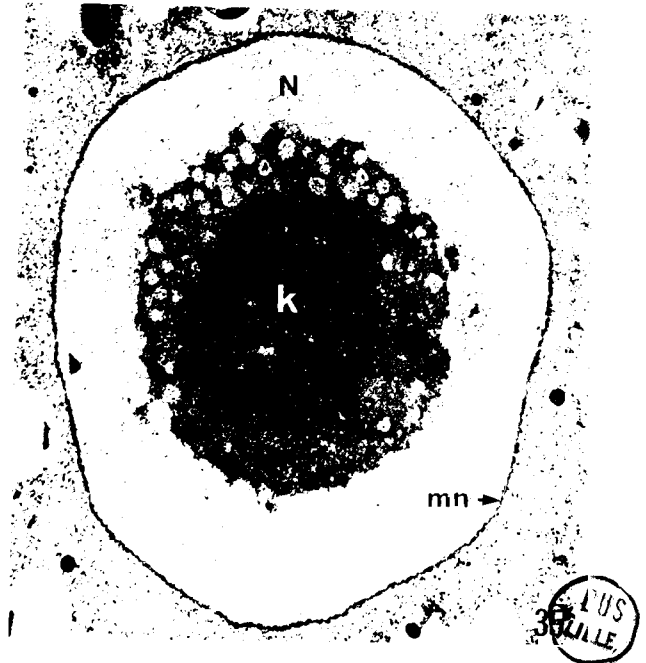
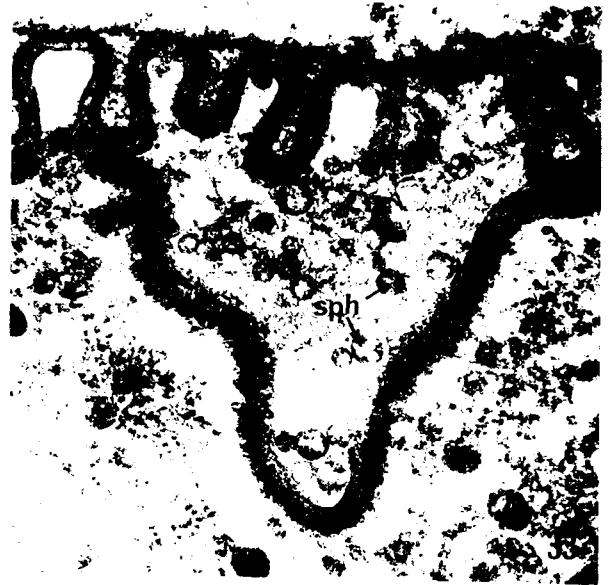


PLANCHE XVI

fig.36- Syzygie multiple. Coupe longitudinale passant par le protomérite des deux satellites (S1 et S2) et par le deutomérite du primate (P).

On remarquera à la zone de contact d'importantes invaginations ainsi qu'un grand nombre de sphérules entre les 3 partenaires.

On n'observe pas de réaction entre le protomérite de chaque Satellite.



MS
FILE

ANNEXE I

ETABLISSEMENT DES EQUATIONS DE SOUS POPULATIONS
A PARTIR D'HISTOGRAMMES PLURIMODAUX

Une solution de ce problème a déjà été proposée par TANAKA (1962) nous ne la reprendrons pas ici, cette méthode étant assez longue.

Nous avons pensé utiliser deux autres méthodes :

- La méthode des Moindres carrées
- La méthode d'équivalence des aires

1° Point de départ pour l'établissement des courbes.

La courbe de Gauss correspondant à une distribution normale s'écrit :

$$y = \frac{N}{s\sqrt{2\pi}} e^{-\frac{(x-\bar{x})^2}{2s^2}} \quad (1)$$

Si l'on fait subir à cette équation (1) une transformation semi logarithmique

(1) donne

$$\log y = \log \frac{N}{s\sqrt{2\pi}} - \frac{(x-\bar{x})^2}{2s^2} \times 0,4343 \quad (2)$$

et en posant

$$a = \frac{0,4343}{2s^2} \quad b = 0,4343 \frac{\bar{x}}{2s^2} \quad c = -\log \frac{N}{s\sqrt{2\pi}} - 0,4343 \frac{\bar{x}^2}{2s^2}$$

l'expression (2) n'est autre qu'une parabole du type

$$Y = aX^2 + bX + c$$

Lorsque la population initiale est plurimodale, l'ensemble des points de l'histogramme va, après cette transformation, se trouver sur 1, 2... n paraboles dont il suffira de calculer les équations pour connaître les différents paramètres de chaque sous population.

Or, sur l'histogramme représentatif, 2 séries de points sont particulièrement intéressants : ce sont les points situés aux deux extrémités des graphiques ; en effet ils sont placés sur une seule des paraboles puisqu'ils font partie soit de la première, soit de la dernière sous-population.

Ainsi il suffira de calculer à partir de ces points la première sous-population, pour obtenir des valeurs correspondantes de la seconde parabole, et ainsi de suite jusqu'à la dernière.

L'équation de ces paraboles peut être établie à partir d'une des deux méthodes suivantes :

2° Méthode des moindres carrés (Empruntée à Monjallon)

La méthode des moindres carrés a pour principe que "la droite la mieux ajustée aux données est celle pour laquelle la somme des carrés des résidus est minimum". Nous avons d'ailleurs utilisé ce principe lors de l'étude de la régression de Y en X en considérant la distance Aa (Cf. ch. I, fig. 4)

Dans le cas présent nous appliquons le même principe pour une parabole.

Soit l'ensemble des points (x_i, y_i) situés sur une parabole, la détermination des paramètres a, b, c, se fait à partir des relations

$$y_1 - (ax_1^2 + bx_1 + c) \quad y_2 - (ax_2^2 + bx_2 + c) \quad \dots \quad y_n - (ax_n^2 + bx_n + c)$$

et en formant la somme de leurs produits par $x_1, x_2 \dots x_n$, et celle de leurs produits par $x_1^2, x_2^2 \dots x_n^2$ respectivement, il suffit d'égaliser ces sommes à zéro, pour obtenir les équations normales définissant a, b, c.

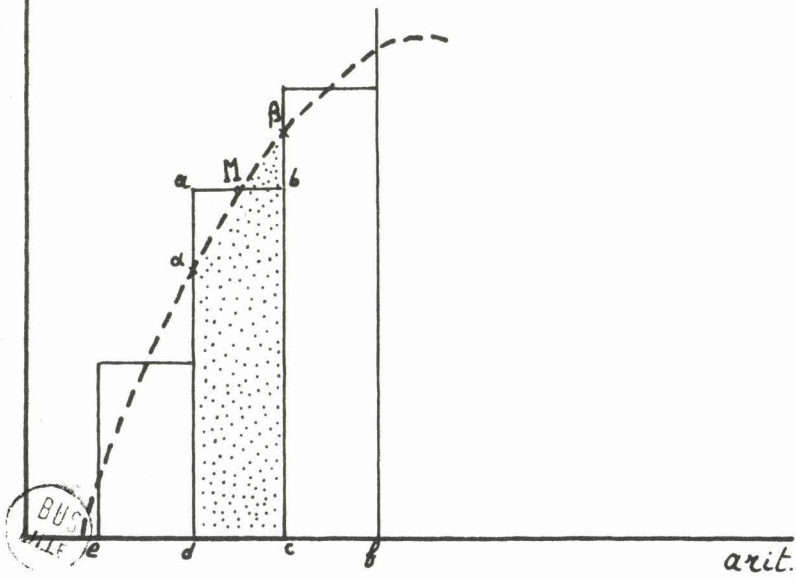
$$\sum y_i - [a \sum x_i^2 + b \sum x_i + nc] = 0$$

$$\sum x_i y_i - [a \sum x_i^3 + b \sum x_i^2 + c \sum x_i] = 0$$

$$\sum x_i^2 y_i - [a \sum x_i^4 + b \sum x_i^3 + c \sum x_i^2] = 0$$

Connaissant donc les 3 paramètres a, b, c, il est possible de

Log.



construire une des paraboles - une des extrémités - et d'obtenir par différence, des points permettant de calculer la courbe suivante.

3° Méthode d'équivalence des aires.

Le principe de cette méthode est le suivant : les rectangles construits sur un histogramme ont une surface proportionnelle, ou égale, si les abscisses sont correctement choisies, au nombre des individus. Si l'on connaît quelques uns de ces "rectangles" il est alors possible de connaître l'équation de la parabole ayant une aire identique à celle de ces rectangles.

Ex : soit M un point de l'histogramme M (X,Y), le rectangle défini sur l'histogramme sera a,b,c,d, de surface $\overline{cd} \times \overline{ab}$ soit $\overline{Y} \times \overline{ab}$ ou $\overline{Y} \times \overline{cd}$.

La portion de parabole ayant même aire que ce rectangle (pointillé) peut être définie d'après le calcul des primitives.

soit

$$y = \alpha x^2 + \beta x + \gamma$$

$$\text{primitive de } y = \frac{1}{3} \alpha x^3 + \frac{1}{2} \beta x^2 + \gamma x + \delta$$

Aire comprise entre les abscisses $x = c$ et $x = d$

$$A = \left[\frac{1}{3} \alpha c^3 + \frac{1}{2} \beta c^2 + \gamma c + \delta \right] - \left[\frac{1}{3} \alpha d^3 + \frac{1}{2} \beta d^2 + \gamma d + \delta \right]$$

$$\text{soit } A = \frac{1}{3} \alpha (c^3 - d^3) + \frac{1}{2} \beta (c^2 - d^2) + \gamma (c - d) = \text{Aire } abcd$$

Dans le cas où l'on ne connaît que 3 points de la première parabole, le problème consiste à calculer la parabole passant par ces 3 points.

Si l'on connaît plus de 3 points, il est alors possible de regrouper plusieurs de ces classes, soit de façon arbitraire, soit de façon systématique.

Connaissant la première parabole, il est alors possible de calculer les autres par différence entre points observés et points de la parabole calculée.

ANNEXE II

ETABLISSEMENT DES COURBES DE CROISSANCE

Nous avons défini précédemment 4 possibilités pour établir les courbes de croissance (cf. chap. I parag. C). Nous allons maintenant indiquer la marche à suivre pour obtenir les équations des différents paramètres définissant les droites.

Nous savons que la relation d'allométrie entre deux organes peut s'écrire : $y = bx^\alpha$

soit après transformation logarithmique

$$\log y = \log b + \alpha \log x$$

ou en posant

$$Y = \log y \quad B = \log b \quad X = \log x$$

$$Y = B + \alpha X$$

1° Méthode de l'axe majeur réduit
(droite d'allométrie de Teissier)

On définit "la droite qui rend minimum la somme des produits des écarts de Y pour X et de X pour Y constant".

On démontre facilement que la pente de cette droite est $\alpha = \frac{\sigma_y}{\sigma_x}$
où σ_y et σ_x représentent les écarts quadratiques moyens (variances liées)

or
$$\sigma_y^2 = \frac{\sum (Y - \bar{Y})^2}{N} = \frac{\sum Y^2 - \frac{1}{N} (\sum Y)^2}{N}$$

et
$$\sigma_x^2 = \frac{\sum (X - \bar{X})^2}{N} = \frac{\sum X^2 - \frac{1}{N} (\sum X)^2}{N}$$

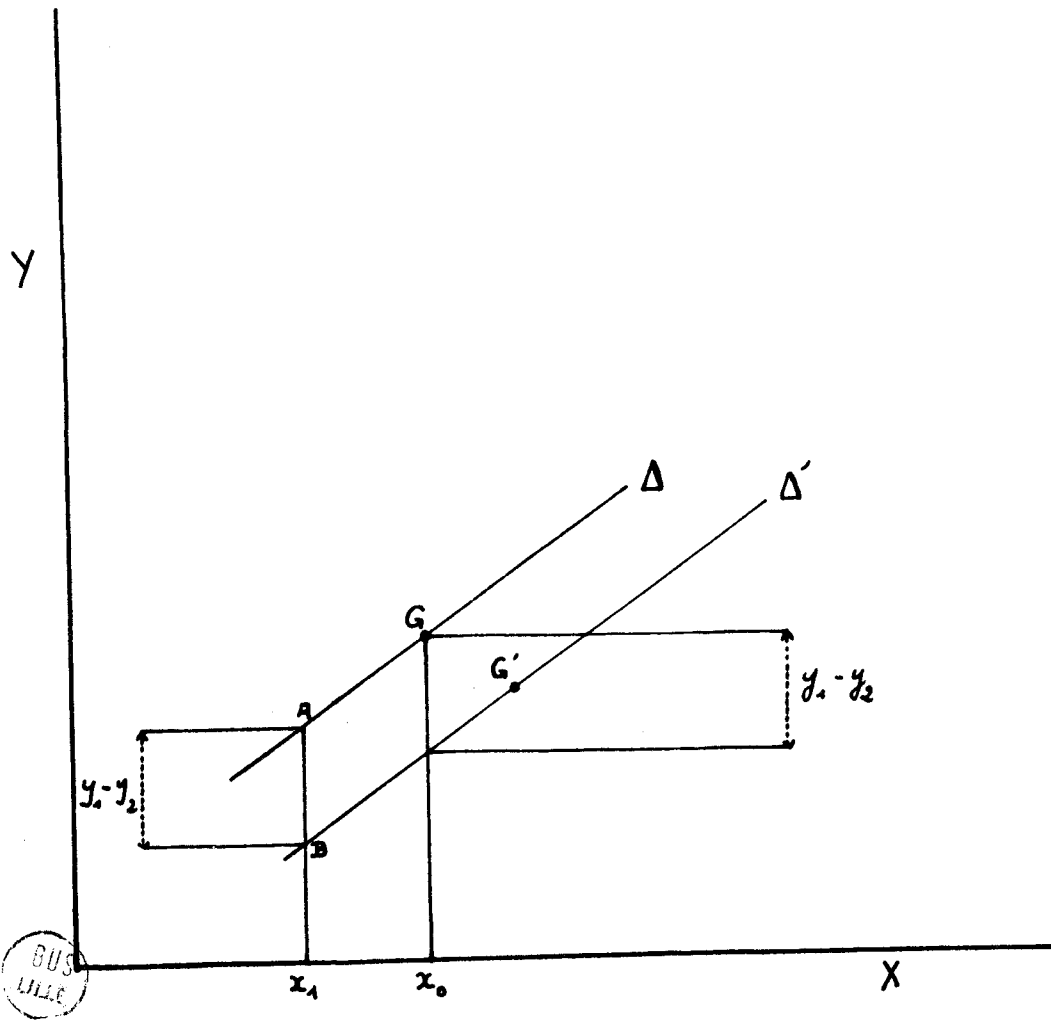
soit
$$\alpha = \sqrt{\frac{\sum Y^2 - \frac{1}{N} (\sum Y)^2}{\sum X^2 - \frac{1}{N} (\sum X)^2}}$$

où N = nombre des individus

\bar{Y} et \bar{X} : moyennes respectives de X et Y

- La variance de la constante d'équilibre (α) est égale à celle du coefficient de régression de Y en X

soit
$$\sigma_\alpha^2 = \frac{\alpha (1 - r^2)}{N} \quad (r = \text{coefficient de corrélation de X en Y})$$



- La variance de B est (Kermack et Haldane - 1959)

$$\sigma_B^2 = \frac{\sigma_y^2}{N} (1-r) \left[2 + \frac{\bar{X}^2(1+r)}{\sigma_x^2} \right]$$

soit approximativement

$$\sigma_B = \sigma_x X$$

Nous pouvons donc comparer la pente de deux droites données :

- La méthode la plus simple consiste à calculer l'écart type de leur différence. L'estimée de cet écart type est

$$\sigma = \sqrt{\sigma_{\alpha_1}^2 + \sigma_{\alpha_2}^2}$$

Une différence des pentes $|\alpha_2 - \alpha_1| < 2\sigma$
n'est pas significative.

Une différence comprise entre 2σ et 3σ peut être significative

Une différence supérieure à 3σ est significative

Cette méthode revient à calculer l'expression

$$\varepsilon = \frac{|\alpha_2 - \alpha_1|}{\sqrt{\sigma_{\alpha_1}^2 + \sigma_{\alpha_2}^2}}$$

et à comparer ε à sa valeur tabulée.

Pour comparer les valeurs de B, un certain nombre de méthodes ont été proposées, lesquelles ne donnent pas satisfaction complète.

Nous en retiendrons cependant une, empruntée à IMBRIE. Elle est basée sur l'hypothèse suivante : pour une valeur donnée, à laquelle correspond A (x_1, y_1) et B (x_1, y_2) sur chacune des droites, est-ce que la différence $y_1 - y_2 \neq 0$

Dans ce cas on peut trouver

$$\varepsilon = \frac{x_1(\alpha_1 - \alpha_2) + (b_1 - b_2)}{\sqrt{\sigma_{\alpha_1}^2(x_1 - \bar{x})^2 + \sigma_{\alpha_2}^2(x_1 - \bar{x})^2}}$$

et comparer la valeur trouvée à celle tabulée.

Dans le cas, plus simple, où l'on prendra un des points comme moyenne (\bar{x}_0, \bar{y}) on aura plus simplement

$$\varepsilon = \frac{\bar{x}_0(\alpha_1 - \alpha_2) + (b_1 - b_2)}{\sigma_{\alpha_2}(\bar{x}_0 - \bar{x}_b)}$$

On peut donc, en définitive, comparer chacun des paramètres pour deux droites d'allométrie.

2° Méthode de régression

Dans ce cas le paramètre α est défini par la relation

$$\alpha = r \frac{\sigma_y}{\sigma_x}$$

où r représente le coefficient de corrélation

Il est égal à

$$r = \frac{\text{covariance } (x, y)}{\sqrt{\text{variance } x \times \text{variance } y}}$$

soit
$$r = \frac{\sum (x - \bar{x})(y - \bar{y})}{\sqrt{\sum (x - \bar{x})^2 \sum (y - \bar{y})^2}}$$

Comme dans la méthode précédente, la droite de régression passe par le centre de gravité en nuage de points.

or

$$\text{et } B = \bar{Y} - \alpha \bar{X}$$

La comparaison des pentes de ces deux droites se fait de façon identique à celle précédente

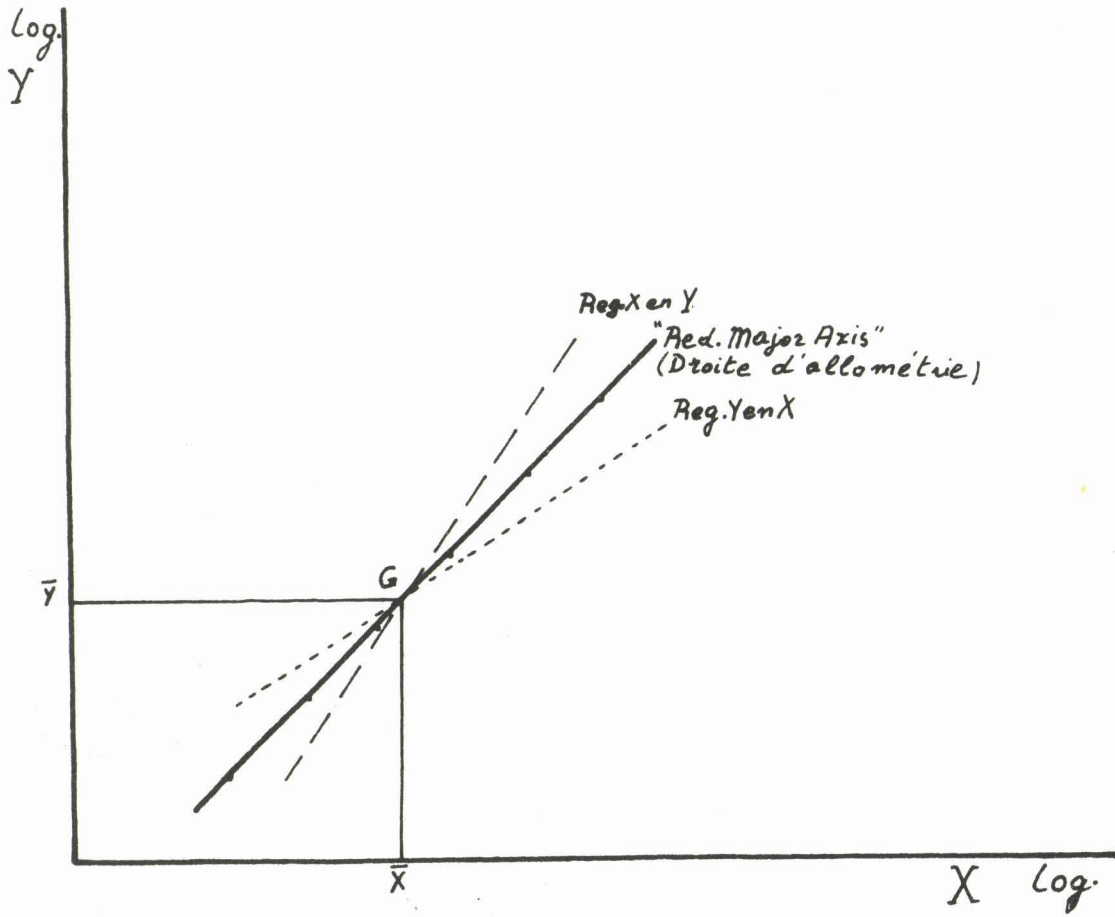
et
$$\varepsilon = \frac{|\alpha_1 - \alpha_2|}{\sqrt{\sigma_{\alpha_1}^2 + \sigma_{\alpha_2}^2}}$$

$$\left(\frac{\sigma_y}{\sigma_x} \right)^2 - \alpha_1^2 = \sigma_{\alpha_1}^2$$

3° Les courbes représentatives.

Graphiquement, les droites sont différentes lorsque $r \neq 1$

Il faudra donc choisir l'une des deux méthodes suivant le problème envisagé.



BUS
LILLE

Comme le remarque TEISSIER (1948), dans le cas où nous nous sommes placés par hypothèse, celui de l'étude d'un échantillon représentatif de la population globale, cette solution (régression) ne peut pourtant pas être retenue. Elle suppose en effet qu'on est en droit de faire jouer un rôle différent aux deux variables, l'une X étant considérée comme indépendante et l'autre Y comme dépendante. Il peut évidemment arriver que cette hypothèse soit acceptable si, par exemple, Y est la mesure d'un organe de petite taille, et X celle du corps tout entier.

Dans les cas que nous avons envisagés, X représente toujours la longueur du corps tout entier et Y une portion du parasite.

- Les deux variables ne peuvent être considérées comme indépendantes et la partie qui nous intéresse est essentiellement la liaison existant entre une partie du corps et la longueur tout entière du parasite prise comme référence.

