

50376
1969
70-1
N° d'ordre

50.376
1969
70-1

UNIVERSITÉ DE LILLE
FACULTÉ DES SCIENCES

THÈSE

présentée

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE LILLE

pour obtenir

LE GRADE DE DOCTEUR
ÈS SCIENCES NATURELLES

par

ELIANE PORCHET-HENNERE

**OBSERVATIONS SUR LA CYTOLOGIE, L'ULTRASTRUCTURE
ET LA PHYSIOLOGIE DE QUELQUES COCCIDIES
PARASITES D'ANNELIDES POLYCHETES**



Soutenu le 24 MARS 1969

devant la commission d'examen

MM. R. DEFRETIN,	Président
E. VIVIER,	Rapporteur
M. DURCHON,	Examineur
Madame C. NOIROT-TIMOTHÉE,	Membre invité

FACULTE DES SCIENCES DE LILLE

DOYENS HONORAIRES : MM. H. LEFEBVRE, M. PARREAU

PROFESSEURS HONORAIRES : MM. ARNOULT, BEGHIN, BROCHARD, CAU, CHAPPELON, CHAUDRON, CORDONNIER, DEHEUVELS, DEHORNE, DOLLE, FLEURY, P. GERMAIN, KAMPE DE FERIET, LAMOTTE, LELONG, KOURGANOFF, Mme LELONG, MM. MAZET, A. MICHEL, NORMANT, PARISELLE, PASCAL, PAUTHENIER, ROIG, ROSEAU, ROUBINE, ROUELLE, WIENAN, ZAMANSKY.

DOYEN : M. R. DEFRETIN, Professeur de Biologie Marine

ASSESEURS : M. J. HEUBEL, Professeur de Chimie Minérale

M. A. LEBRUN, Professeur de Radioélectricité et Electronique

PROFESSEURS

M. P. BACCHUS	Astronomie et Calcul Numérique
M. J.P. BEAUFILS	Chimie Générale
M. M. BECART	I.U.T. Physique
M. V. BLOCH	Psychophysiologie
M. P. BONNEMAN	Chimie et Physico-Chimie industrielle
M. A. BONTE	Géologie Appliquée
M. P. BOUGHON	Mathématiques
M. S. BOUISSET	Physiologie Animale
M. R. BOURIQUET	Biologie Végétale
M. P. CELET	Géologie Générale
M. E. CONSTANT	Radioélectricité
M. P. CORSIN	Paléobotanique
M. M. DECUYPER	Mathématiques
M. P. DEDECKER	Mathématiques

M. R. DEHORS	Automatique
M. C. DELATRE	Géologie Générale
M. P. DELEAU	Géologie et Minéralogie
M. M. DELHAYE	Chimie Physique et Minérale
M. J.M. DERCOURT	Géologie et Minéralogie
M. R. DESCOMBES	Calcul Différentiel et Intégral
M. M. DURCHON	Biologie Animale
M. R. FOURET	Physique
M. R. GABILLARD	Electronique
M. G. GLACET	Chimie Organique
M. G. GONTIER	Mécanique des Fluides
M. H. HEIM DE BALSAC	Biologie Animale
M. M. HEUBEL	Chimie Minérale
M. M. HOCQUETTE	Biologie Végétale
M. A. LEBRUN	Radioélectricité
M. H. LEFEBVRE	Chimie
Melle J. LENOBLE	Physique
M. R. LIEBAERT	I.U.T.
M. R. LINDER	Biologie Végétale
M. M. LUCQUIN	Chimie Physique
Melle S. MARQUET	Mathématiques
M. A. MARTINOT-LAGARDE	Mécanique des Fluides
M. F. MONTARIOL	Chimie Minérale Appliquée
M. J. MONTREUIL	Chimie Biologique
M. M. MORIAMEZ	Physique
M. M. PARREAU	Mathématiques
M. J.P. PEREZ	Physique
M. PHAM MAU QUAN	Mathématiques
M. P. POUZET	Mathématiques
M. J. PROUVOST	Géologie et Minéralogie
M. J. SAVARD	Chimie Générale
M. F. SCHALLER	Biologie Animale
M. R. SCHILTZ	Physique

Mme M.H. SCHWARTZ	Mathématiques
M. J. TILLIEU	Physique
M. G. TRIDOT	Chimie Minérale Appliquée
M. J. VAILLANT	Mathématiques
M. E. VIVIER	Biologie Animale
M. G. WATERLOT	Géologie et Minéralogie
M. R. WERTHEIMER	Physique

MAITRES DE CONFERENCES

M. J. BELLET	Physique
M. J. BENABOU	Mathématiques
M. J. BILLARD	Physique
M. P. BOILLET	Physique
M. BUI TRONG LIEU	Mathématiques
M. Y. CHERRUAULT	Mathématiques
M. P. DEVRAINNE	Chimie Minérale
Mme R. DRAN	Chimie Organique
M. P. GOUDMAND	Chimie Physique
M. P. GUILBAUT	Physiologie Animale
M. J. GUILLAUME	Biologie Végétale
M. T. HANGAN	Mathématiques
M. J. HERZ	Mathématiques Appliquées
M. P. HUARD DE LA MARRE	Mathématiques Appliquées
M. A. LABLACHE-COMBIER	Chimie Générale
M. L. LACOSTE	Biologie Végétale
M. J. LANDAIS	Chimie Organique
M. D. LEHMANN	Mathématiques
Mme J. LEHMANN	Mathématiques
M. C. LOUCHEUX	Chimie Physique
M. S. MAES	Physique
M. M. MONTEL	Physique
M. M. PANET	Electrotechnique

M. F. PARSY

Mécanique des Fluides

M. L. RACZY

Radioélectricité

M. F. ROBERT

Mathématiques Appliquées

M. G. SAADA

Physique

M. E. SEGARD

Chimie Biologique

M. P. VIDAL

Automatique

Mme N. ZIN-JUSTIN

Mathématiques

SOMMAIRE

INTRODUCTION ET HISTORIQUE.....	p. 7
MATERIEL ET METHODES.....	p. 3
TABLEAU DES SIGNES ET ABBREVIATIONS.....	p. 5
I - CYCLE BIOLOGIQUE DES ESPECES ETUDIEES.....	p. 7
A - Observations.....	p. 8
1 - Coelotropha durchoni.....	p. 8
2 - Coelotropha vivieri.....	p. 11
3 - Myriosporides amphiglenae.....	p. 14
4 - Angeiocystis audouiniaie.....	p. 17
5 - Defretinella eulaliae.....	p. 19
B - Discussion.....	p. 22
II - ETUDE CYTOLOGIQUE.....	p. 26
A - Observations.....	p. 27
1 - Stades intracellulaires.....	p. 27
a) Myriosporides amphiglenae.....	p. 27
b) Angeiocystis audouiniaie.....	p. 30
c) Coelotropha durchoni.....	p. 31
2 - La phase végétative.....	p. 34
3 - Les gamontes.....	p. 40
a) Le gamonte femelle.....	p. 40
b) Le gamonte mâle.....	p. 42
4 - L'ookyste, les sporoblastes et les sporozoïtes.....	p. 48
a) La fécondation.....	p. 48
b) La formation des sporoblastes et des sporozoïtes....	p. 49

B - Discussion.....	p. 57
1 - Stades intracellulaires.....	p. 57
2 - Le trophozoïte.....	p. 68
3 - Les gamontes.....	p. 75
- le gamonte femelle.....	p. 75
- le gamonte mâle.....	p. 75
4 - La fécondation.....	p. 79
5 - La formation des sporoblastes et des sporozoïtes.....	p. 80
III - DETERMINISME DE L'INFECTION COCCIDIENNE.....	p. 84
A - Mode de contamination.....	p. 86
B - Les réactions de défense de l'hôte.....	p. 86
C - Les corrélations hôte-parasite.....	p. 88
1 - Myriosporides.....	p. 88
2 - Coelotropha durchoni.....	p. 90
a) Influence des produits génitaux.....	p. 90
b) Transformations tissulaires. Rôle de l'histolyse....	p. 91
c) Inactivité cérébrale.....	p. 91
d) Influence de la température.....	p. 101
D - DISCUSSION.....	p. 103
IV - RESUME ET CONCLUSIONS.....	p. 108
BIBLIOGRAPHIE.....	p. 114

AVANT - PROPOS

Ce travail est dédié à la mémoire de mon ami C. OGER.

Je remercie Monsieur le Professeur VIVIER d'avoir bien voulu me confier un travail qui lui tient particulièrement à coeur. En plus des facilités matérielles qu'il m'a toujours prodiguées je lui suis reconnaissante d'avoir su me faire partager son enthousiasme pour la recherche et son intérêt pour des Protistes souvent délaissés.

Ma profonde gratitude va à Monsieur le Professeur P.P. GRASSE, Membre de l'Institut, qui a accepté de me parrainer lors de mon entrée au C.N.R.S, et de suivre mon travail avec bienveillance.

Je dois beaucoup à Monsieur le Professeur DURCHON qui m'a accueillie dans son Laboratoire. Il m'a constamment encouragée, sans ménager son temps et ses conseils, me faisant profiter de sa vaste expérience sur les Polychètes, et je ne saurais assez le remercier.

Je sais gré à Monsieur le Professeur DEFRETIN, Doyen de la Faculté des Sciences de Lille, d'avoir bien voulu se joindre à ce Jury. Je n'oublie pas que ce travail a pu être réalisé en grande partie grâce aux facilités qu'il m'a accordées pour la récolte du matériel vivant dans son Laboratoire de Biologie maritime de Wimereux.

Que Madame C. NOIROT-TIMOTHEE qui a bien voulu accepter de faire partie de ce Jury, trouve ici l'expression de ma reconnaissance.

Je remercie également Monsieur le Professeur TEISSIER, Monsieur le Professeur BOQUET, Monsieur le Professeur WEILL et Monsieur le Professeur PERES qui m'ont accueillie dans les Laboratoires marins de Roscoff, Luc-sur-Mer, Arcachon et Tamaris.

J'ai toujours trouvé compréhension et conseils auprès de Monsieur le Professeur ANDRE à qui je suis vivement reconnaissante.

Je remercie aussi Y. BOILLY-MARER, P. PERSONNE, J. SCHREVEL et J.C. WISSOCQ qui m'ont toujours apporté leur collaboration amicale.

Je n'oublie pas la contribution efficace de mes amis Assistants des Laboratoires de Lille, Wimereux et Amiens, Techniciens du Laboratoire de Zoologie et de l'Institut Pasteur, Secrétaires, Dessinateurs et Photographes ainsi que du personnel des Laboratoires marins de Wimereux, Roscoff, Luc-sur-Mer, Arcachon et Tamaris.

INTRODUCTION ET HISTORIQUE

"Les Coccidies sont très rarement les hôtes des Annélides Polychètes." C'est par ces mots que GANAPATI commence en 1953 un mémoire sur Myriospora polydorae, Coccidie parasite de Polydora ciliata, et en effet il existe bien peu de travaux sur ce sujet.

C'est en 1902 que SIEDIECKI découvre, dans les amas de spermatogonies de Polymnia nebulosa, la Coccidie Caryotropha mesnili. Quatre ans plus tard, BRASIL décrit chez Scoloplos armiger un parasite extracellulaire qui vit fixé sur l'épithélium intestinal ; la position systématique et le cycle complet de cette Coccidie - nommée Eleutheroschizon duboscqi - ne seront établis qu'en 1936 par CHATTON et VILLENEUVE. Chez Audouinia tentaculata, BRASIL observe en 1909 Angeiocystis audouinia qui se développe dans le corps cardiaque du ver.

En 1913, LERMANTOFF crée le genre Myriospora pour Myriospora trophoniae, parasite du corps cardiaque de Trophonia plumosa.

Ce genre s'enrichit de deux nouvelles espèces en 1945, puis en 1953, grâce à GANAPATI qui publie le cycle de Myriospora gopalai du tube digestif de Cirratulus filiformis et de Myriospora polydorae qui vit dans le coelome de Polydora ciliata.

En 1930, quelques stades évolutifs de Dorisiella scolelepidis sont trouvés par RAY dans l'épithélium intestinal de Scolelepis fuliginosa.

DEHORNE en 1934 appelle Cristalloidophora dodecaceriae une Coccidie du tube digestif de Dodecaceria.

DEHORNE et THOMAS découvrent séparément en 1930 une "Aggregata" dans le coelome de Nereis diversicolor ; le cycle complet de cette Coccidie, rebaptisée provisoirement Eucoccidium durchoni, est établi par VIVIER en 1961. Son nom définitif de Coelotropha durchoni lui sera donné en 1965. Le nom générique de Eucoccidium avait été utilisé par GRELL en 1953 pour Eucoccidium dinophili, parasite de l'Archiannelide Dinophilus gyrociliatus, puis en 1960, pour Eucoccidium ophryotrochae qu'abrite Ophryotrocha puerilis.

Toutes ces espèces ne forment pas un ensemble homogène. Les unes sont intratissulaires, les autres vivent dans la cavité coelomique ou fixées à l'épithélium intestinal, et il existe de nombreuses différences dans leur cycle.

Pourtant certaines particularités font que l'étude de ces parasites est pleine d'intérêt.

Ainsi Caryotropha, Dorisiella et Cristalloïdophora, espèces intratisulaires, sont les seules chez qui, selon les auteurs, interviendrait une phase schizogonique. Cette phase, caractéristique du cycle coccidien, semble absente chez les autres espèces.

Certaines se développent hors d'un tissu, dans un milieu liquide, ce qui est également très original. Il en découle un intérêt pratique, à savoir que ces parasites sont alors faciles à prélever et à observer sur le vivant.

Enfin, la petite taille des Polychètes hôtes, les connaissances que l'on possède sur leur physiologie (endocrinologie en particulier) permettent d'étudier les rapports entre le parasite et son hôte.

Les Coccidies des Polychètes constituaient donc un matériel d'étude très intéressant. Il importait en particulier de compléter les minutieuses observations des anciens auteurs par des données fournies par des techniques modernes comme la microscopie électronique, laquelle commence seulement à éclaircir quelques points de l'ultrastructure des Sporozoaires.

Malgré l'exploration systématique des vers qui auraient pu les abriter, nous n'avons pu retrouver Myriospora polydorae, Caryotropha mesnili, Eleutheroschizon dubosqi.

Les seules espèces déjà décrites que nous ayons pu observer sont Angeiocystis audouinia et Coelotropha durchoni. Par ailleurs nous avons trouvé trois espèces nouvelles: Coelotropha vivieri chez Notomastus latericeus, Myriosporides amphiglenae chez Amphiglena mediterranea et Defretinella eulaliae chez Eulalia viridis.

Nous donnerons dans une première partie un aperçu sur les cycles des espèces étudiées, tels qu'ils nous sont apparus après des observations réalisées essentiellement sur le vivant.

Chaque phase du cycle sera ensuite revue au moyen des techniques de l'histologie et de la microscopie électronique dans le deuxième chapitre intitulé : étude cytologique.

Enfin nous tenterons d'approcher, par la méthode expérimentale, le problème du déterminisme de l'infection coccidienne et des rapports entre l'hôte et le parasite.

MATERIEL ET METHODES

Nous avons récolté des Polychètes sur les rivages de la Manche, à Wimereux, Luc-sur-Mer, Cherbourg, Roscoff ; de l'Atlantique à Arcachon et de la Méditerranée à Tamaris.

Les vers les plus grands ont été disséqués sous la loupe binoculaire alors qu'un aplatissement entre deux lames de verre suffisait pour observer parfaitement les plus petites espèces.

Les Polychètes parasités ont été gardés en élevage au Laboratoire de Lille, isolés dans des bocaux ou des boîtes de Pétri, sur fond de sable de Fontainebleau ou de papier filtre. Les vers élevés sur le sable sont difficilement utilisables pour l'histologie ; par contre, cette méthode présente l'avantage de retenir les filets de mucus responsables de ligatures et de coupures chez Nereis diversicolor. Les boîtes de Pétri sont commodes pour l'élevage des petites espèces et indispensables pour celui des vers qui rejettent leurs Coccidies dans l'eau de mer.

Sur Nereis diversicolor nous avons pratiqué diverses interventions comme l'ablation prostomiale, les implantations de cerveaux selon les techniques mises au point par DURCHON (1952).

Le prélèvement des parasites est fait par dilacération dans l'eau de mer pour les espèces tissulaires ou par ponction à l'aide d'une pipette capillaire dans le cas des Coccidies coelomiques.

Les parasites vivants sont lavés en saignée puis conservés sur lame dans une goutte d'eau de mer, sous lamelle lutée à la vaseline. Ce procédé permet un aplatissement contrôlé, suffisant pour obtenir de bonnes mises au point au microscope.

C'est ainsi que le déroulement des cycles a pu être suivi sur le vivant au microscope à contraste interférentiel qui s'est révélé de loin le meilleur pour cet usage précis.

Les fixateurs employés pour l'étude cytologique ou cytochimique ont été le Bouin alcoolique ou le Bouin Hollande, le Bensley, le Bouin Allen, le Carnoy, le Helly ou le Zenker. Les pièces utilisées dans les frottis ont

quelquefois été fixées par les vapeurs d'acide osmique.

Les coupes destinées à l'étude cytologique étaient le plus souvent colorées par l'Hématoxyline de Heidenhain ou au glychémalum de Meyer sur fond d'éosine-orangé G - vert lumière, quelquefois par le Mallory.

Les acides nucléiques ont été recherchés par la méthode de Feulgen, du vert de méthyle pyronine et du bleu de toluidine tamponné à pH 4,6.

Les lipides ont été détectés sur étalement frais par le noir Soudan. Le bleu de bromophénol mercurique, la réaction de la ninhydrine Schiff et celle de Chévremont-Frédéricq ont démontré des protéines.

Pour la recherche des polysaccharides, nous avons utilisé des réactions à l'iode, le Carmin de Best, l'A.P.S. et l'A.P.S. dimédon, la réaction métachomatique du bleu de toluidine, le bleu alcian, le mucicarmin.

Les pièces destinées à la microscopie électronique ont généralement été fixées au tétr oxyde d'osmium à 2 % dans le tampon Millonig ou au glutaral-déhyde suivi d'acide osmique. Occasionnellement, nous avons utilisé d'autres fixateurs tels que le formol acroléine, le permanganate, l'acétate d'uranyle et essayé divers tampons. A vrai dire, aucun des fixateurs employés n'a donné de résultat excellent malgré quantité d'essais de durée, de température, etc... et même lorsque les tissus de l'hôte sont bien fixés, les Coccidies le sont médiocrement. Certains stades kystiques se sont même révélés absolument rebelles à toute fixation. Nous avons noté de meilleurs résultats quand les parasites sont fixés in situ, dans des fragments de ver, que dans le cas de micro-inclusions. Celles-ci ont été réalisées dans la gélose après le lavage des Protozoaires au sortir du fixateur, ou dès le prélèvement dans l'hôte, les parasites vivants étaient enrobés dans des boulettes du mucus collant de Nereis.

La plupart des inclusions ont été faites dans l'Epon selon LUFT. Les blocs ont été coupés sur couteau de verre à l'aide de l'ultra-microtome Porter-Blum ; les coupes, recueillies sur grilles nues ou recouvertes d'une membrane de Parlodion, ont été colorées au Plomb selon KARNOVSKY ou REYNOLDS, après passage facultatif dans l'acétate d'uranyle en solution dans l'eau distillée ou dans l'alcool 50°.

Les grilles sont examinées au microscope électronique Siemens Elmiskop I.

- Ap : ornementation annulaire de l'apex

- C : Coccidie
 - Ca : couche anhiste
 - Cc : Corps cardiaque
 - CH : Cellule hôte
 - Cm : Canal médullaire
 - Co : Conoïde
 - Cr : Crypte

- E : Ergastoplasme
 - Ex : "Exuvie" du gamonte

- F : Fibre
 - Fl : Flagelle

- G : Dictyosome
 - Gl : Glycogène
 - gm : gamète mâle

- I : inclusion mitochondriale

- L : enclave lipidique

- M : muscle, fibre musculaire
 - m : membrane élémentaire
 - me : membrane externe
 - mm : membrane moyenne
 - mi : membrane interne
 - mF : Membrane de "fécondation"
 - mH : membrane de la cellule hôte
 - mit : mitochondrie
 - mN : membrane nucléaire
 - mp : micropore
 - my : formation de membranes enroulées

- N : noyau
nu : nucléole

- Ov : ovocyte

- Pe : organite supposé perforateur dans le gamète mâle
Pg : paraglycogène
pN : pore nucléaire
PO : "paired organelles"

- R : ribosomes
Rc : reliquat cytoplasmique

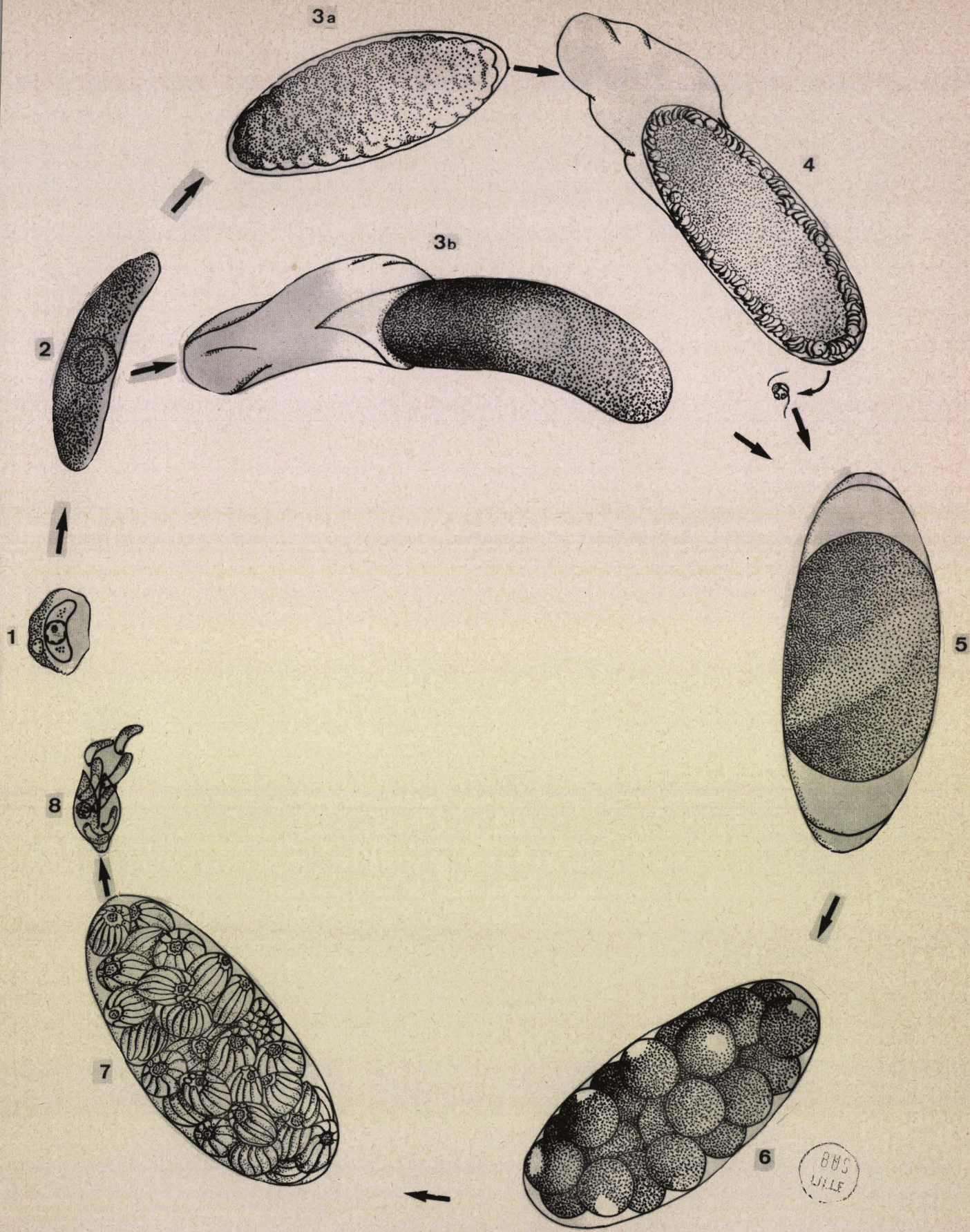
- Sg : vaisseau sanguin
Sp : germe infectieux
Spb : sporoblaste
Spz : sporozoïte
SS : sinus sanguin périintestinal

- t : microtubule ou zone à microtubules
tc : tube contourné
td : tube digestif
tg : "tube grêle"

- V : vacuole
 Va : vacuole à plusieurs membranes
 dite "en saucisse"
vacuoles gV : grande vacuole du trophozoïte
 V₁ : vacuole spécifique du stade
 intra-cellulaire
v : vésicules ou zone vésiculaire
VH : vacuole hôte
vi : villosité

- Zc : zone corticale
Zmo : zone moyenne
Zm : zone médullaire

I - CYCLE BIOLOGIQUE DES ESPECES ETUDIEES



A - OBSERVATIONS

Nous décrirons successivement les cycles des espèces que nous avons étudiées, y compris les espèces déjà connues, afin de faciliter la compréhension de l'exposé, et d'y ajouter éventuellement des détails nouveaux.

1 - Coelotropha durchoni (figs 1 - 2 - 3, pl. III et IV)

Cette espèce, découverte chez Nereis diversicolor par DEHORNE et THOMAS en 1930, a été décrite en détail par VIVIER en 1961. Quelques éléments nouveaux permettent d'en compléter le cycle (fig. 1).

Les plus petits parasites observés sur le vivant mesurent environ dix huit microns (fig. 1 (1), Pl. III fig. a). Nous verrons plus loin qu'ils sont intracellulaires et abrités par des cellules coelomiques ou musculaires.

Ils sont trapus, courbes ; l'une de leurs extrémités est aigüe, l'autre arrondie, ce qui leur donne la forme d'une semelle. Le noyau, dans lequel est visible un petit nucléole, est décalé vers le pôle arrondi.

Ces petites Coccidies sont encore mobiles. Tantôt elles s'arquent et se redressent, se balancent, tantôt, debout sur l'une de leurs extrémités, elles se mettent à tourner à la façon d'une toupie.

Mais ces facultés de mouvement disparaissent vite et le trophozoïte qui croit dans le liquide coelomique est parfaitement immobile (fig. 1 (2), Pl. III, fig. b). Il est alors symétrique, long et élégant, souvent légèrement renflé dans sa zone équatoriale où le noyau, d'abord bien net avec un gros nucléole, devient de moins en moins visible au fur et à mesure de l'accumulation des réserves dans le cytoplasme (Pl. III, fig. b).

Le trophozoïte adulte atteint souvent cent cinquante microns. La plupart des individus végétatifs deviennent des gamontes femelles et restent uninucléés ; les autres donneront naissance, après de multiples divisions de leur noyau, à de nombreux gamètes mâles. Le gamonte femelle est plus trapu que le trophozoïte (fig. 1 (3b), Pl. III fig. c) ; il peut atteindre soixante microns en largeur et ses extrémités dessinent une courbe douce. Son cytoplasme bourré d'inclusions est très dense. A la maturité, une paroi épaisse semble se

décoller légèrement de la masse sous-jacente, puis elle se déchire et par cette ouverture le gamonte sort, le plus souvent à grande vitesse. La paroi abandonnée est double ; le feuillet externe est le plus épais et le plus rigide (fig. 1 (3b), Pl. III fig. c).

Après cette "exuviation", le gamonte femelle est fécondable et peut s'appeler "gamète" femelle.

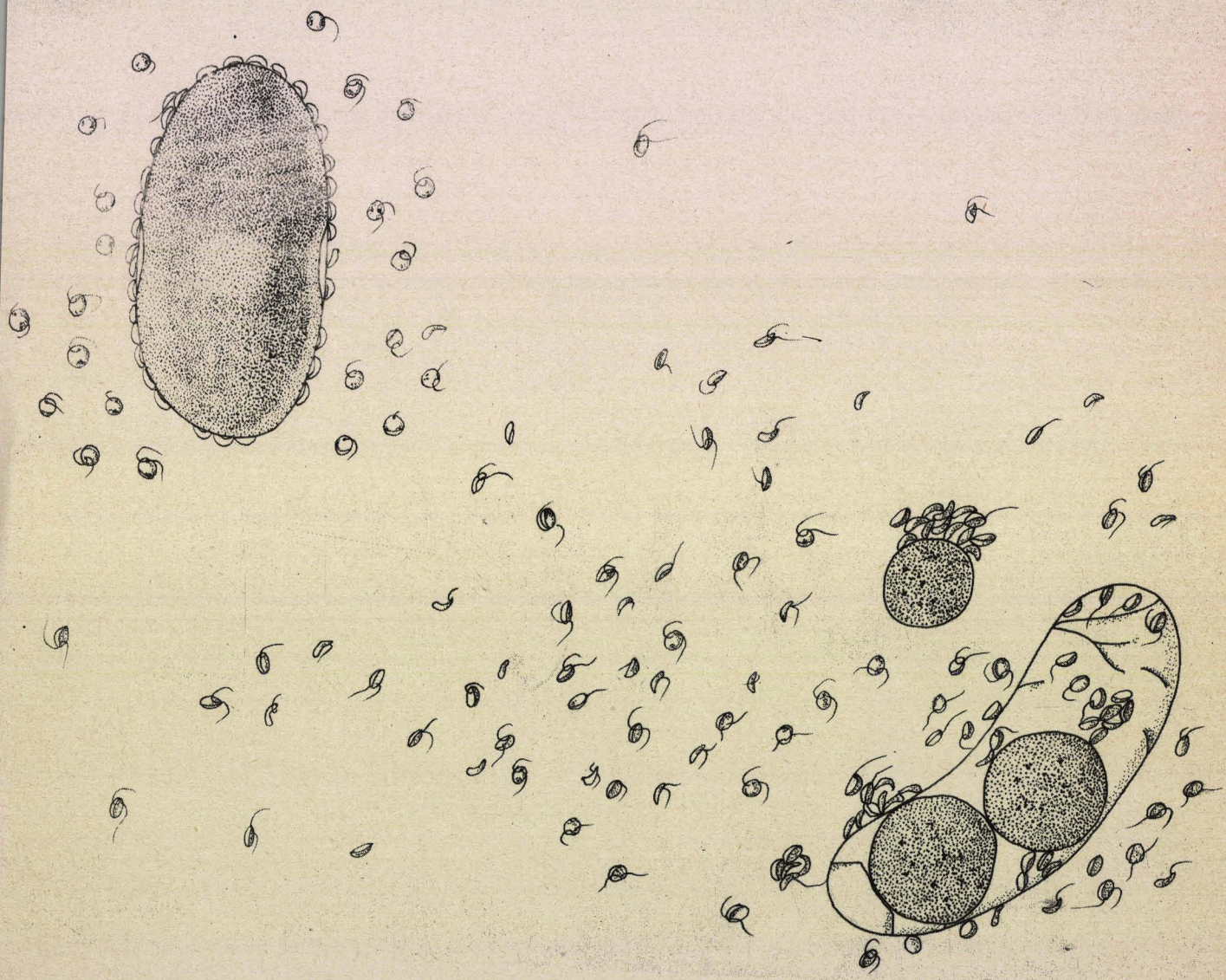
Il est possible de repérer sur le vivant les jeunes gamontes mâles avant même que les divisions nucléaires n'aient commencé, car non seulement ils sont de plus petite taille que les gamontes femelles mais encore leur cytoplasme, infiniment moins bourré d'inclusions, montre-t-il au microscope une couleur gris-jaune fort différente du brun-noir des éléments femelles (fig. 1 (3a), Pl. IV fig. a).

Des taches claires de plus en plus nombreuses trahissent l'emplacement des noyaux qui se divisent (Pl. IV figs a - b), cependant qu'au centre demeure longtemps la trace du noyau primitif. En même temps, le cytoplasme se rétracte, d'abord aux extrémités, puis sur tout le pourtour. Les taches claires se disposent à la périphérie du cytoplasme (Pl. IV fig. c), bientôt, la surface se mammelonne, formant des protubérances limpides contenant les noyaux (Pl. IV fig. d). Les flagelles apparaissent, courts et raides, puis longs et souples, animés de balancements. Alors se produit un phénomène d'exuviation comparable à celui qui a lieu chez la femelle : le gamonte se débarrasse d'une double enveloppe (fig. 1 (4), Pl. IV fig. d).

Les protubérances se sont allongées, affinées, insérées encore sur la masse cytoplasmique par un pédoncule rétréci (Pl. IV fig. f).

Enfin les gamètes se libèrent et tourbillonnent autour d'un (rarement deux ou trois) résidu cytoplasmique sphérique (Pl. IV fig. e). Ces processus ont duré environ trois jours.

Le gamète mâle est de grande taille (9 microns) (Pl. IV fig. g). De profil, il est aviculaire ; de face, c'est un disque déprimé en son centre, dans lequel on distingue un amas de granulations réfringentes et une ou deux vacuoles. Deux flagelles semblent implantés sur un grain périphérique : l'un d'eux, actif, fouette vigoureusement le milieu ambiant ; l'autre, recourbé en permanence, est peu mobile.



BUS
WILE

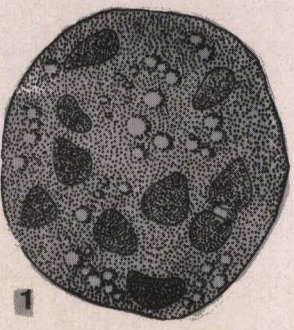
Les gamètes mâles libérés vont s'accoler sur les gamètes femelles voisins. Seuls, les gamètes femelles ayant subi "l'exuviation" les attirent ; jamais ils ne se posent sur les trophozoïtes.

Leurs mouvements sont gracieux, leur nage souple. Pourtant, sur une distance d'environ quatre-vingt microns autour du gamète femelle leur comportement est différent (fig. 2). Dans cette zone, en effet, ils semblent "paralysés" : ils sont collés sur la lame de verre qui sert à l'observation par un point ^{de} voisin l'insertion des flagelles et tournent autour de ce centre de rotation. D'autres, plus favorisés ont réussi à s'empiler en grand nombre sur le gamète femelle dont le noyau est encore central. Ils sont collés par une sorte de petit "pied". Bientôt, le noyau du gamète femelle se déplace vers un bord et émet un "bec" en direction de la paroi, là où probablement a pénétré un gamète mâle. Puis le noyau s'étale au travers du cytoplasme en un long fuseau dit "fuseau de fécondation" (fig. 1 (5)), revient à une forme condensée puis s'allonge à nouveau en forme de corne.

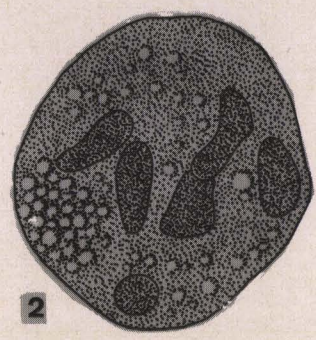
Le noyau se scinde en deux : les divisions de sporogonie ont commencé. Pendant, ces phénomènes, le cytoplasme s'est rétracté de façon importante. Une coque épaisse, doublée intérieurement par une membrane plus ou moins fripée, régulièrement elliptique entoure le jeune oeuf ou ookyste (Pl. III fig. d).

Les divisions nucléaires s'accélèrent, les noyaux fils sont disposés en guirlandes périphériques, sous des protubérances coniques. Le cytoplasme se découpe en vingt à soixante éléments sphériques : les sporoblastes (fig. 3). Ceux-ci emplissent tout l'espace compris dans le coque de l'ookyste. Dans le sporoblaste, les divisions nucléaires continuent : l'addition d'un peu de vert de méthyle acétique au milieu permet de distinguer les noyaux (fig. 3 (1-2)). Puis une membrane assez épaisse, imperméable aux colorants apparaît à la périphérie du sporoblaste.

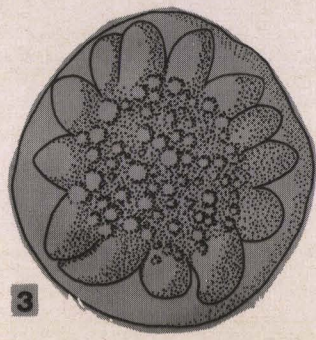
Du cytoplasme grossièrement granuleux émergent des protubérances claires digitiformes (fig. 3 (3)) ; celles-ci s'allongent aux dépens de la masse cytoplasmique qui se réduit en une calotte de plus en plus étriquée. L'ensemble du sporoblaste s'étire pour prendre la forme d'un "ballon de rugby" (fig. 3 (5-6) - Pl. III fig. e).



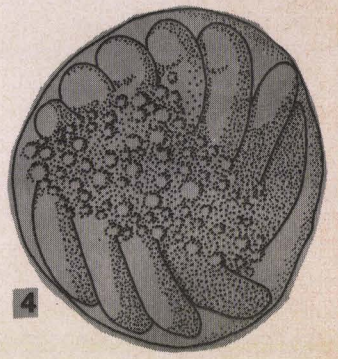
1



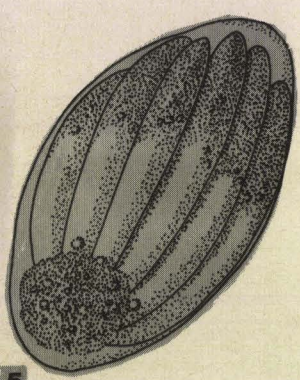
2



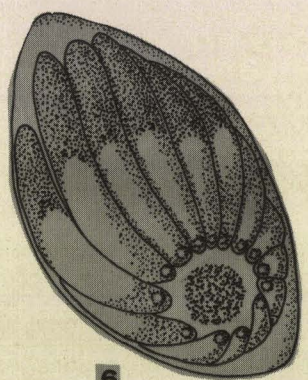
3



4



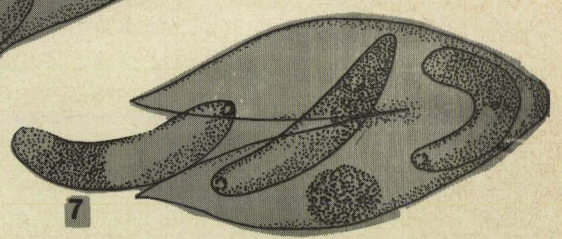
5



6



7



BUS
LILLE

Enfin les sporozoïtes sont achevés; ils se détachent du petit reliquat cytoplasmique devenu finement granuleux. Un sporocyste en contient une quarantaine.

Si la place du reliquat n'est pas fixe, du moins les sporozoïtes sont-ils disposés de façon constante par rapport à lui. C'est toujours la même extrémité du sporozoïte qui est tournée vers le reliquat : la plus limpide et homogène (contenant le noyau) garnie d'un granule terminal. Les sporozoïtes sont rangés en hélice autour du reliquat (fig. 3 (6)).

Une déhiscence en deux valves libère les sporozoïtes longs de 15 microns (fig. 3 (7)). Ceux-ci sont déformables et très actifs : animés d'un tremblement perpétuel ils se courbent, s'allongent, ondulent, se fixent du côté du granule terminal et tournent comme les aiguilles d'une montre (Pl. III fig. f).

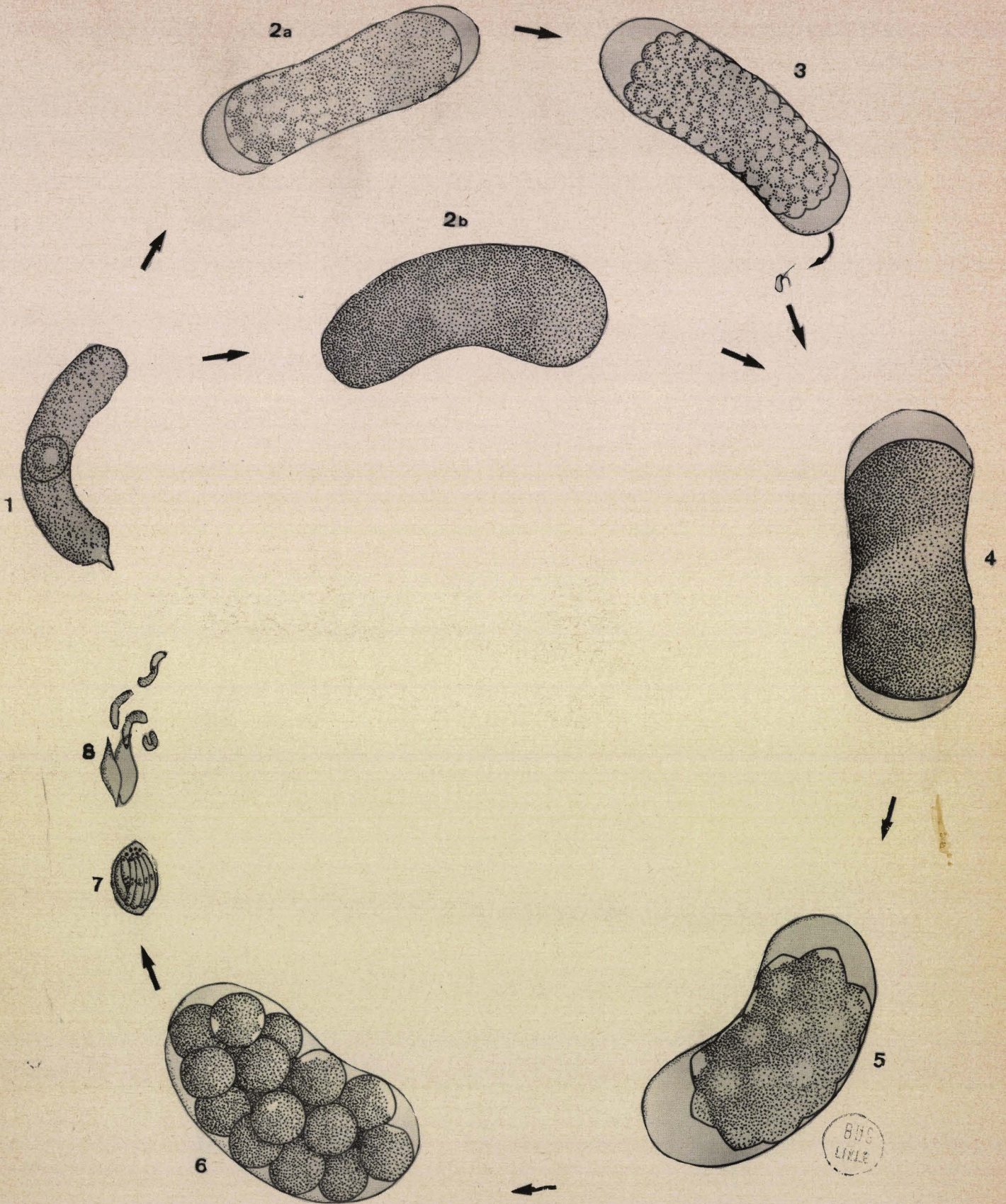
Il arrive qu'après un assez long séjour dans le milieu des préparations la membrane de l'ookyste se rompe spontanément et libère ses sporocystes. Parfois de fines membranes se détachent aussi bien de la paroi de l'ookyste que de celle du sporocyste.

Diagnose de Coelotropha durchoni :

- hôte : Nereis diversicolor ;
- premiers stades intracellulaires ;
- trophozoïtes à croissance libre dans le liquide coelomique ;
- formation de centaines de microgamètes autour d'un unique reliquat cytoplasmique dans le gamonte mâle ;
- gamontes des deux sexes subissant l'exuviation ;
- divisions de sporogonie aboutissant à la formation d'un nombre variable de sporoblastes (20 à 60) dans lesquels se forment une quarantaine de sporozoïtes.

2 - Coelotropha vivieri (figs 4 - 5, Pl. V).

Chez le Notomastus de Boulogne les Coccidies existent dans la partie postérieure grêle du corps. Elles sont libres dans la cavité coelomique ou agglomérées en grand nombre dans des corpuscules assez volumineux formés de cellules brunes (Pl. I fig. c).



Le plus petit parasite rencontré mesure dix-neuf microns (fig. 5 (1)). Agité de tremblements, il a la forme d'une banane dont l'une des extrémités serait plus étroite que l'autre. Le noyau est déporté vers le bout le plus large. Quelques granulations sont visibles dans le cytoplasme.

Au cours de la croissance, le noyau migre progressivement vers le centre de la cellule ; on y distingue un gros caryosome (fig. 5 (2-3-4)).

Le trophozoïte garde toujours une forme très incurvée, parfois exagérée en fer à cheval. Il est toujours long et très mince : ainsi, le rapport $\frac{\text{largeur}}{\text{longueur}}$ passe de $\frac{1}{3}$ chez le trophozoïte de 50 microns, à $\frac{1}{6}$ chez l'individu de 100 microns.

Mais le fait le plus surprenant est que de l'une de ses extrémités, dépourvue d'inclusions et plus hyaline que l'autre, peut jaillir une protubérance aigüe. Le petit "rostre" est rétractile et au repos rien ne signale son existence. Nous avons pu observer pendant une demi-journée l'extension et la rétraction rythmiques de cette pointe, à raison d'une émergence toutes les quelques minutes (Pl. I figs a, b).

Le gamonte femelle réniforme, bourré d'inclusions est beaucoup plus trapu que le trophozoïte. Son noyau est encore un peu visible. Il peut atteindre 110 microns (fig. 4 (2b) - Pl. V fig. c).

Le gamonte mâle, nettement plus petit que le gamonte femelle est de dimensions assez constantes : aux environs de 95 microns. Il est plus ou moins incurvé.

Sur le vivant apparaît une longue tache claire, oblique, qui est l'indice que la première division nucléaire a commencé.

Puis des zones claires, arrondies ou étirées en triangle, apparaissent à l'emplacement des noyaux dans des phases différentes de mitose.

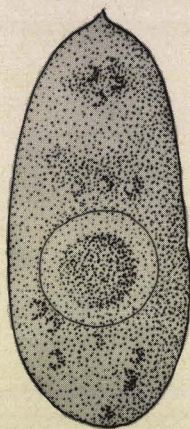
En même temps, le cytoplasme se rétracte aux deux extrémités.

Bientôt, il est orné d'une frange de clairs noyaux (Pl. V fig. d). Ceux-ci se soulèvent dans des boursuflures hyalines hémisphériques, d'environ 5 microns de diamètre. Une petite pointe les surmonte. Les flagelles se forment en deux heures et demie (Pl. V fig. e).

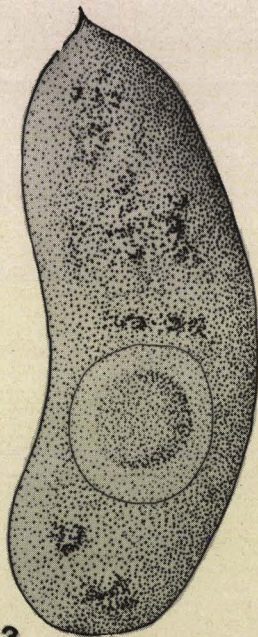
Les microgamètes s'isolent autour d'un reliquat cytoplasmique unique. Ils sont nettement moins nombreux que ceux de Coelotropha durchoni.



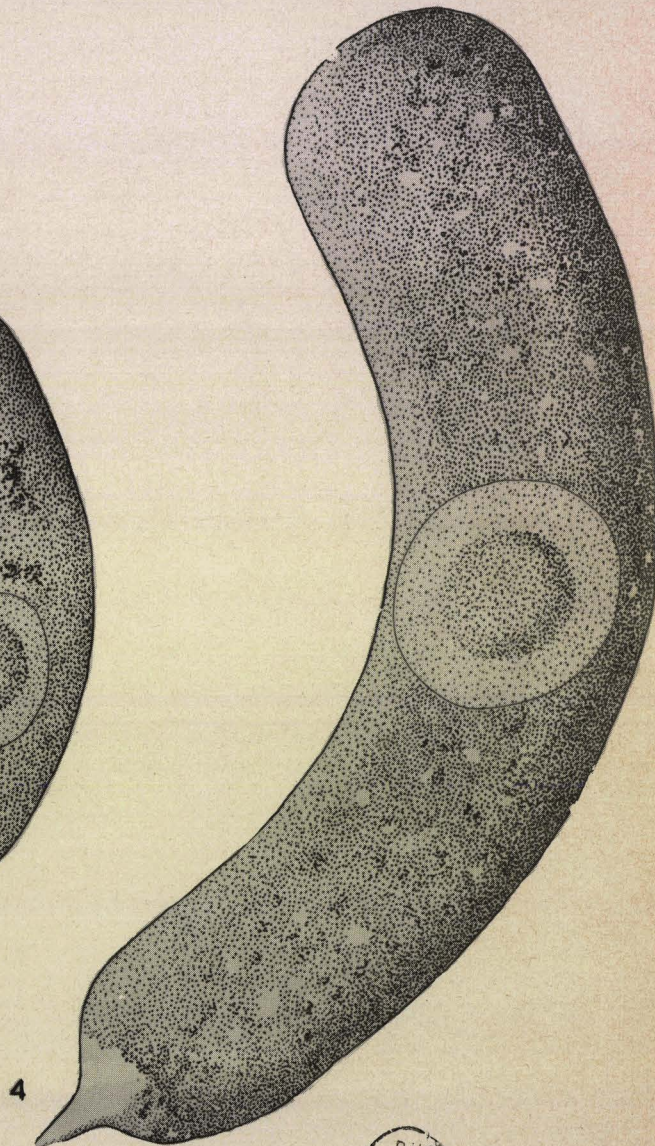
1



2



3



4

BUS
LILLE

Aucune preuve ne permet d'affirmer l'existence du phénomène d'exuviation.

L'aspect de l'oeuf fécondé est absolument identique à celui de Coelotropha durchoni ; la seule différence est la forme générale toujours très incurvée (Pl. V fig. f).

Il se forme généralement une trentaine de sporoblastes dans l'ookyste, mais ce nombre peut varier de 6 à 50 (fig. 4 (5-6) - Pl. V fig. g). Il semble qu'il dépende de la taille du gamète femelle originel qui, nous l'avons vu, est très variable. Parfois un découpage irrégulier aboutit à la formation de sporoblastes géants. Généralement, les sporoblastes ont 24 microns de diamètre.

Autour d'un reliquat cytoplasmique de plus en plus réduit s'individualisent une vingtaine de sporozoïtes. Le sporocyste a maintenant la forme d'un citron (Pl. V fig. h).

Une pression légère sur la lamelle provoque le détachement d'une fine membrane externe. Une pression plus forte aboutit à la déhiscence en deux valves du sporocyste (fig. 4, (7-8)).

Le sporozoïte mesure environ 18 microns (Pl. V fig. i). Il est très arqué. La moitié de son volume est occupé par une zone hyaline que le vert de méthyle colore intensément ; il s'agit du noyau. De ce côté, est visible un granule réfringent terminal. Le sporozoïte montre des tremblements assez vifs, il se courbe en fer à cheval, se tord, prend la forme d'un S.

Diagnose de *Coelotropha vivieri* :

- hôte : Notomastus latericeus ;
- habitat : cavité coelomique - développement libre ou dans des amas cellulaires ;
- trophozoïtes possédant un rostre rétractile et de forme très incurvée comme tous les autres stades ;
- formation d'un assez grand nombre de microgamètes autour d'un reliquat cytoplasmique unique ;
- ookyste de taille variable dans lequel s'individualisent 6 à 50 sporoblastes (généralement une trentaine).
- naissance d'une vingtaine de sporozoïtes par sporoblaste.



3 - Myriosporides amphiglenae (figs. 6, 7, 8, 9, 10 - Pl. VI, VII),

L'écrasement entre lame et lamelle d'un Amphiglana provoque souvent la libération de quantités énormes de petits parasites.

Nous verrons plus loin que ces individus ont traversé l'intestin pour venir se loger dans des cellules coelomiques (fig. 7 (1-2)).

Sur le vivant, on peut observer les petites Coccidies à l'intérieur de cellules, mais celles-ci les libèrent facilement sous l'effet d'une simple pression (fig. 7 (2)).

Elles sont arquées, longues de vingt microns et larges de cinq (fig. 7). Une des extrémités est arrondie ; l'autre, plus aigüe, sera conventionnellement désignée comme "antérieure". De ce côté est visible une zone médullaire claire formant une sorte d'épais canal axial.

Le noyau, médian ou un peu décalé vers l'extrémité arrondie, occupe toute la largeur du corps. Dans le noyau, se trouvent deux gros nucléoles diamétralement opposés : l'un antérieur, l'autre postérieur. Contre le noyau, du côté antérieur s'étale une zone claire circulaire très nette.

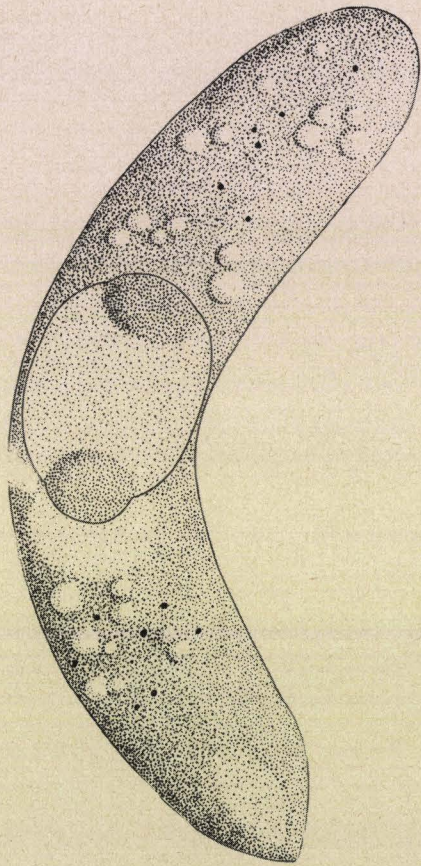
Dans le cytoplasme de gros globules réfringents voisinent avec des granulations plus fines.

Lorsqu'une pression sur la lamelle a permis l'éclatement de la cellule hôte, on peut constater que le petit parasite est encore capable de mouvements, moins vifs que ceux du sporozoïte, mais cependant très nets : ainsi il se peut se tordre pour prendre la forme d'un S.

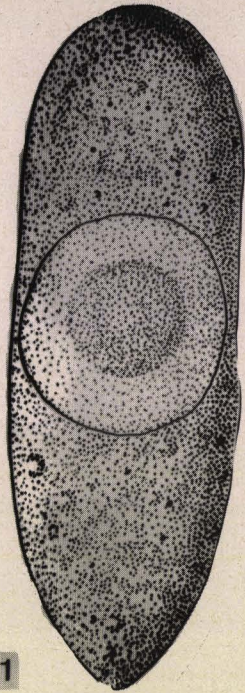
La phase végétative se déroule librement dans la cavité coelomique. Le trophozoïte est semblable à celui de Coelotropha durchoni, il peut atteindre 100 microns de long (fig. 8). Il y a rarement plus de vingt Coccidies coelomiques par ver. Il est vrai que les parasites sont énormes par rapport à la taille de l'hôte.

Le gamonte femelle est épais et son cytoplasme très opaque. A maturité, se produit un phénomène d'exuviation comparable à celui qui affecte Coelotropha durchoni. Le Processus semble pourtant quelque peu différent.

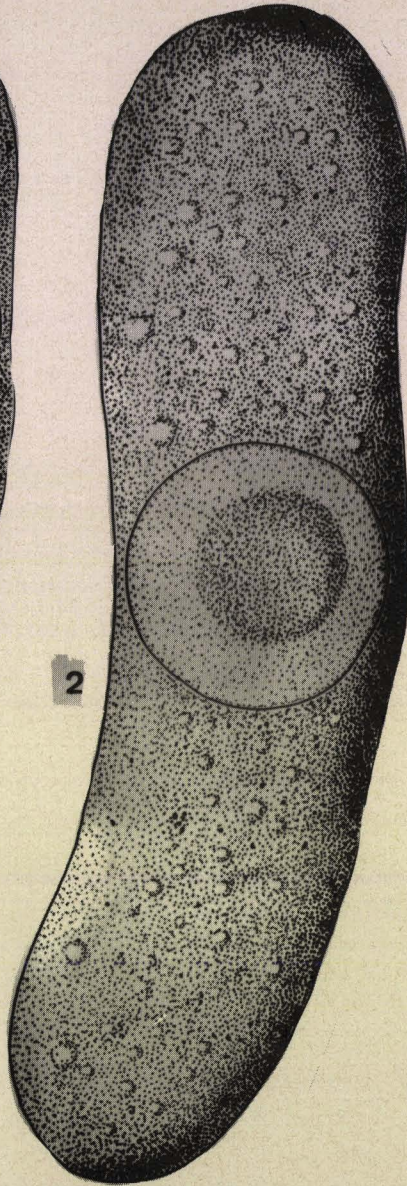
Le cytoplasme se décolle de la paroi aux deux extrémités, et à la surface de la masse rétractée apparaît une membrane fripée qui s'isole peu à peu. (Pl. VI fig. a). La Coccidie au cytoplasme rétracté est alors entourée par



BUS
LILLE



1



2

BUS
LILLE

deux parois très réfringentes. La plus externe se casse (Pl. VI fig. b), le plus souvent dans la zone équatoriale et les deux hémisphères se séparent, libérant le gamonte. La paroi abandonnée apparaît simple sur le vivant. Nous n'avons pas observé de déplacement du gamonte. Dans ce cas, il semble que l'exuvie craque et s'écarte d'elle même.

Ce phénomène présente quelquefois des variantes : il arrive que "l'exuvie" ne se casse pas en deux hémisphères mais reste entière et se fripe à une extrémité du gamonte.

La gamétogenèse mâle est très particulière et bien différente de celle des deux premières espèces (fig. 9).

Dans le gamonte ovoïde d'environ 90 microns, au cytoplasme peu dense, apparaît une longue trainée claire qui bientôt se résout en deux taches opposées ; c'est la première division nucléaire (fig. 9 (1) - Pl. VII fig. a).

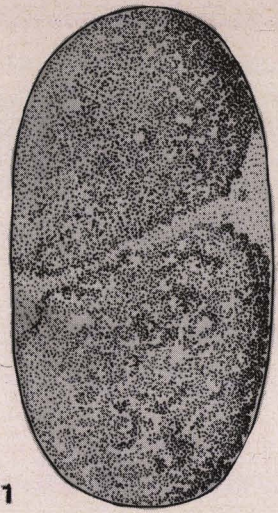
Le cytoplasme se rétracte à l'intérieur de la paroi. De grandes taches limpides indiquent l'emplacement des noyaux en division. Elles deviennent plus nombreuses et plus petites et se disposent à la périphérie. La surface du cytoplasme se boursoufle de façon irrégulière : une fine membrane épouse ses contours (fig. 9 (2) - Pl. VII fig. b - c).

Alors des incisions de plus en plus profondes découpent la masse cytoplasmique en quelques éléments de forme et de volume irréguliers, dans lesquels sont visibles plusieurs noyaux (fig. 9 (3) - Pl. VII fig. d). Ce sont des microgamétoblastes. A certains endroits apparaît, en un point de la périphérie du microgamétoblaste, un épaissement en forme de "coin" réfringent (fig. 9 (3)) ; puis il se forme une paroi très nette.

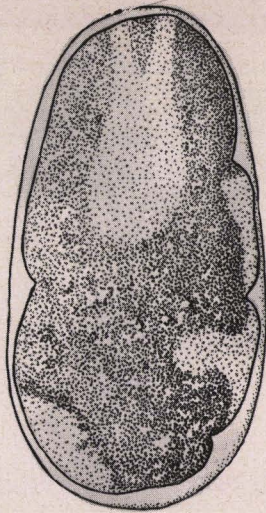
Dans chacun des microgamétoblastes se déroule la microgamétogenèse : le cytoplasme se rétracte tandis que quelques noyaux font saillie à la surface (fig. 9 (4) - Pl. VII fig. e).

A ce moment, une des membranes qui entourent l'ensemble du gamonte se détache, ou du moins craque et reste souvent accrochée (fig. 9 (5) - Pl. VII fig. e).

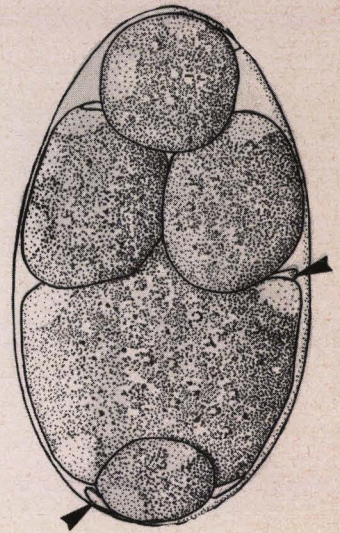
Les gamètes s'individualisent : ils sont grands et peu nombreux : de 4 à 10 par microgamétoblaste. Ils sont localisés à un pôle de celui-ci cependant que le reliquat cytoplasmique est repoussé contre la membrane (fig. 9 (6)).



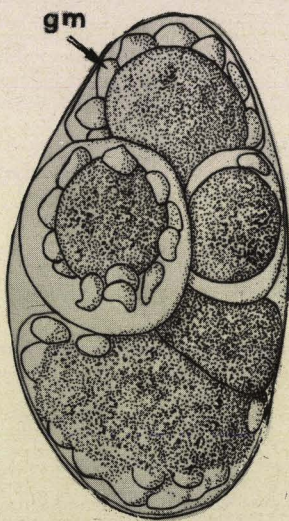
1



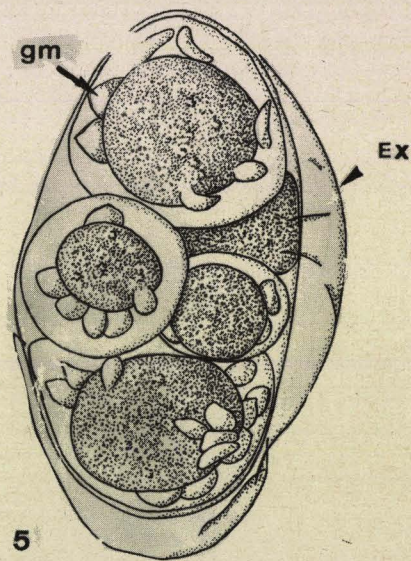
2



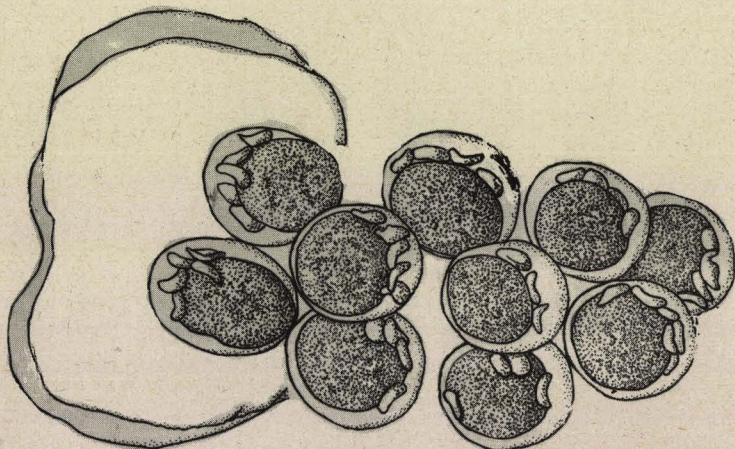
3



4



5



6



7



Il se forme donc entre cinquante et cent microgamètes biflagellés par gamonte mâle.

Il est évident que ces microgamétoblastes sont très différents des éléments qui apparaissent parfois au nombre de 2 ou 3 chez le gamonte mâle de Coelotropha durchoni. Chez Myriosporides en effet il s'agit de formations individualisées entourées chacune par une membrane propre ; chez Coelotropha ce n'est qu'un découpage accidentel de la masse cytoplasmique résiduelle, sans formation de paroi périphérique.

Les phases suivantes se déroulent le plus souvent dans l'eau de mer car l'hôte rejette ses parasites lorsqu'ils deviennent trop volumineux. Comme le ver vit dans un tube muqueux, il est facile de recueillir les Coccidies. Celles-ci sont souvent emprisonnées dans des loges formées par la substance du tube (Pl. LVI. figs b - c). Les divisions de l'oeuf fécondé se déroulent sur le vivant comme chez les deux premières espèces. Elles aboutissent à la formation d'une vingtaine de sporoblastes (Pl. VII figs f - g).

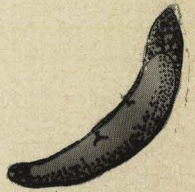
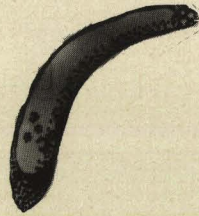
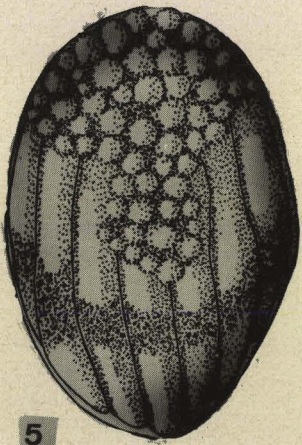
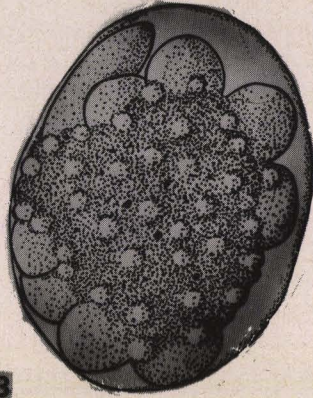
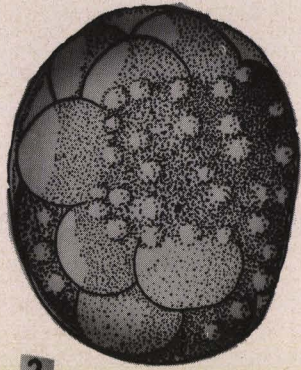
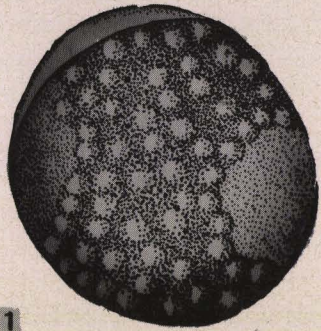
Dans le cytoplasme granuleux du sporoblaste, apparaissent bientôt deux noyaux clairs, puis plusieurs, qui émergent dans des globes pétaloïdes limpides enchassés dans des coupes de cytoplasme (fig. 10 (1-2)).

Ces éléments s'allongent, s'affinent (fig. 10 (3-4-5)) : les sporozoïtes s'édifient aux dépens de la masse cytoplasmique. Bientôt, celle-ci n'est plus qu'une petite sphère de laquelle se détachent les sporozoïtes (fig. 10 (6)). Ceux-ci ont le même aspect que ceux de Coelotropha, mais ils sont parfois disposés moins régulièrement : ils forment une botte de plusieurs dizaines dans un sporocyste allongé souvent de forme asymétrique (Pl. VII fig. h).

Le sporozoïte est grand (20 microns) et grêle. A une des extrémités, existe un amas de granules réfringents. De ce côté, s'étale le grand noyau. L'autre extrémité est plus aigüe. Près du noyau, sont visibles quelques granulations (Pl. VII fig. i). Les mouvements sont moins vifs que chez les deux premières espèces.

Diagnose de Myriosporides amphiglenae

- hôte : *Amphiglena mediterranea* ;
- Premiers stades intracellulaires ;
- Trophozoïtes libres dans la cavité coelomique ;



- Gamétogenèse mâle en deux temps : formation de microgamétoblastes qui donnent naissance aux microgamètes assez peu nombreux ;
- Gamontes des 2 sexes subissant l'exuviation ;
- Formation dans l'ookyste d'une vingtaine de sporoblastes où s'individualisent plusieurs dizaines de sporozoïtes.

4 - Angeiocystis audouinae (figs 11, 12, 13, 14 - Pl. VIII).

Cette espèce a été décrite par BRASIL en 1909. Le perfectionnement des instruments d'observation réalisé depuis cette époque nous a permis d'obtenir quelques documents nouveaux, en particulier des photographies, qui illustrent et complètent l'étude de cet auteur.

A la différence des espèces précédentes, Angeiocystis effectue tout son développement dans un tissu, en l'occurrence celui du corps cardiaque d'Audouina tentaculata (Pl. I fig. d - Pl. II fig. c). L'aplatissement entre lame et lamelle du corps cardiaque dégagé par la dissection montre en effet, en cas d'infection, des éléments sphériques blanchâtres qui sont des stades d'évolution de la Coccidie. Le plus souvent, il s'agit de kystes matures et il est rare de pouvoir observer les stades plus précoces.

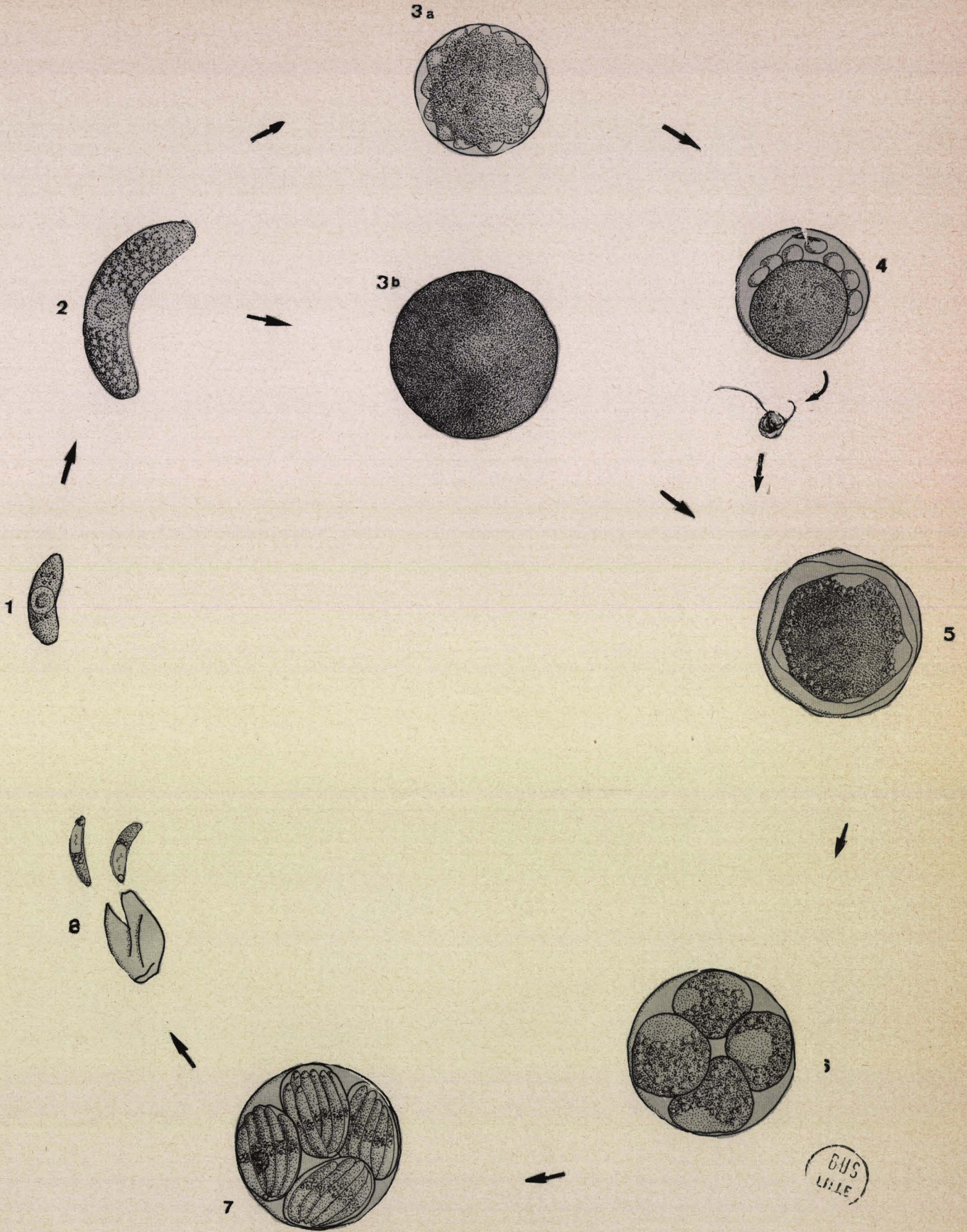
Les éléments les plus petits que nous ayons aperçus mesurent 20 microns. Ils sont légèrement arqués ; l'une de leurs extrémités est aigüe, l'autre arrondie. Le noyau médian renferme un volumineux caryosome. Quelques granulations sont visibles de chaque côté du noyau (fig. 12 (1) - Pl. VIII fig. a).

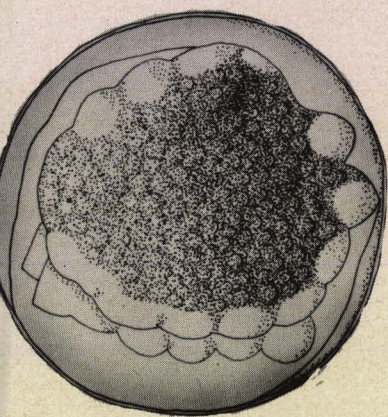
Au terme de sa croissance, le parasite atteint environ 65 microns : il est mince et incurvé. Ses deux extrémités sont alors arrondies. L'une d'elles, hyaline est dépourvue des inclusions granuleuses qui emplissent le cytoplasme (fig. 12 - Pl. VIII figs b - c).

Lors de la gamétogenèse les parasites s'arrondissent et les gamontes sont parfaitement sphériques.

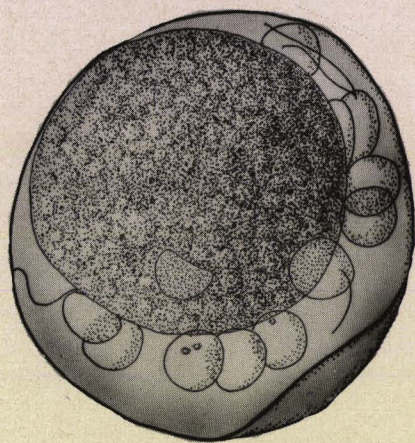
Le gamonte femelle est une sphère très opaque, de 30 microns de diamètre (Pl. VIII fig. i). On n'y peut sur le vivant distinguer le noyau. Celui-ci apparaît mieux lorsqu'on ajoute du vert de méthyle acétique à la préparation.

Le gamonte mâle, de même forme, est plus petit (fig. 13 - Pl. VIII figs d - e - f).

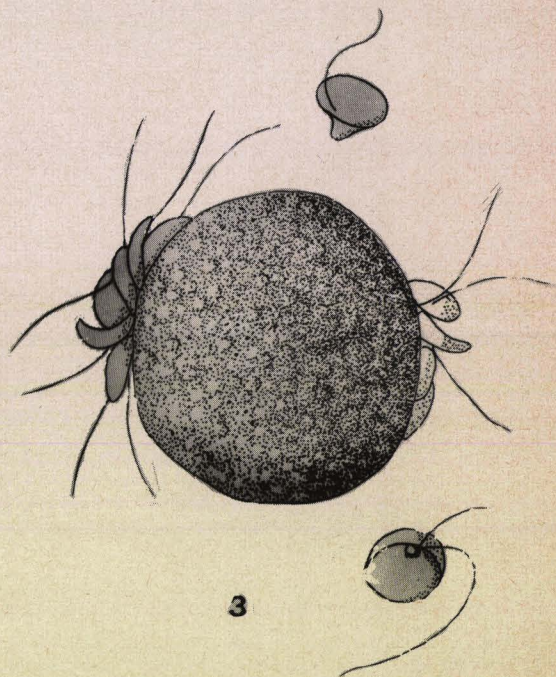




i



2



3

BUS
HILL

Le processus de formation des gamètes est assez comparable à celui qui existe dans le genre Coelotropha.

Après un certain nombre de divisions, les noyaux se disposent à la périphérie de la masse cytoplasmique rétractée. La paroi du gamonte semble formée de deux membranes externes épaisses séparées par un petit intervalle et une membrane interne mince. La surface du cytoplasme se mammelonne aux emplacements des noyaux. Ces protubérances s'individualisent en éléments globuleux autour d'un reliquat sphérique granuleux et frémissant (fig. 13 (1) - Pl. VIII fig. d).

De longs flagelles font leur apparition et s'agitent bientôt (fig. 13 (2)).

Quelques gamètes commencent à montrer des soubresauts, comme s'ils faisaient effort pour se détacher (fig. 13 (3) - Pl. VIII fig. e).

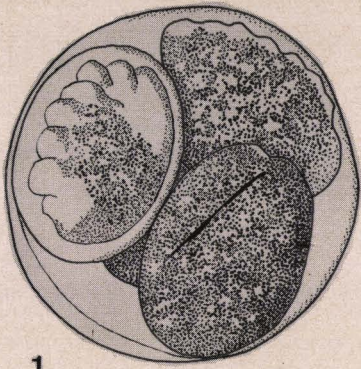
Enfin, ils se libèrent et tournent autour du reliquat. Ils sont peu nombreux, quelques dizaines dans le gamonte.

Par rapport à leur corps (quatre microns) un de leurs flagelles paraît très long (12 microns) ; l'autre est deux fois plus court. Tous deux prennent des positions variées ; ils sont insérés sur un corpuscule en relief très net (fig. 13 (3)).

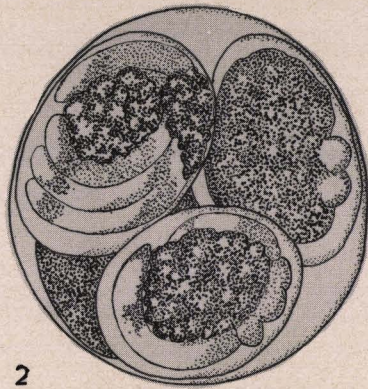
En raison de la forme du macrogamète et de l'opacité de son cytoplasme il est difficile sur le vivant d'analyser le comportement du noyau lors de la fécondation. Les divisions nucléaires d'ailleurs sont peu nombreuses puisqu'elles n'entraînent la formation que de 4 sporoblastes (fig. 11 (5-6) - fig. 14 (1) - Pl. VIII figs f - g - i). Ce chiffre est très constant. Exceptionnellement nous avons pu observer des kystes à 2, 3 ou 5 sporoblastes (Pl. VIII fig. h), ou même non segmentés et remplis par les sporozoïtes (fig. 14 (4)).

La formation des sporozoïtes est classique. D'abord émergent des protubérances sphériques qui s'allongent (fig. 14 (1-2)).

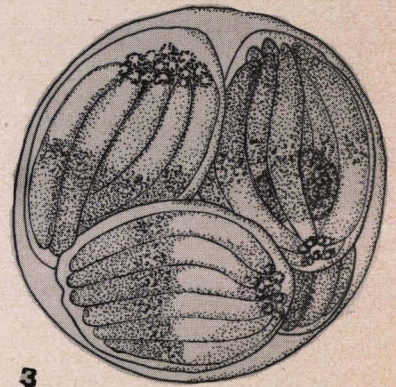
Finalement, une trentaine de sporozoïtes sont individualisés dans un sporoblaste allongé ; il existe un petit reliquat sphérique granuleux le plus souvent terminal mais quelquefois central et caché par les sporozoïtes (fig. 14 (3)).



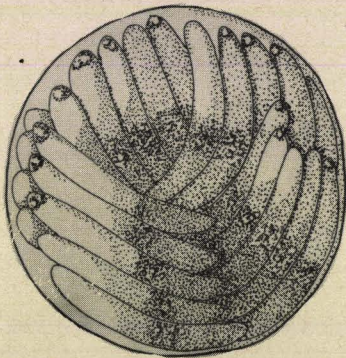
1



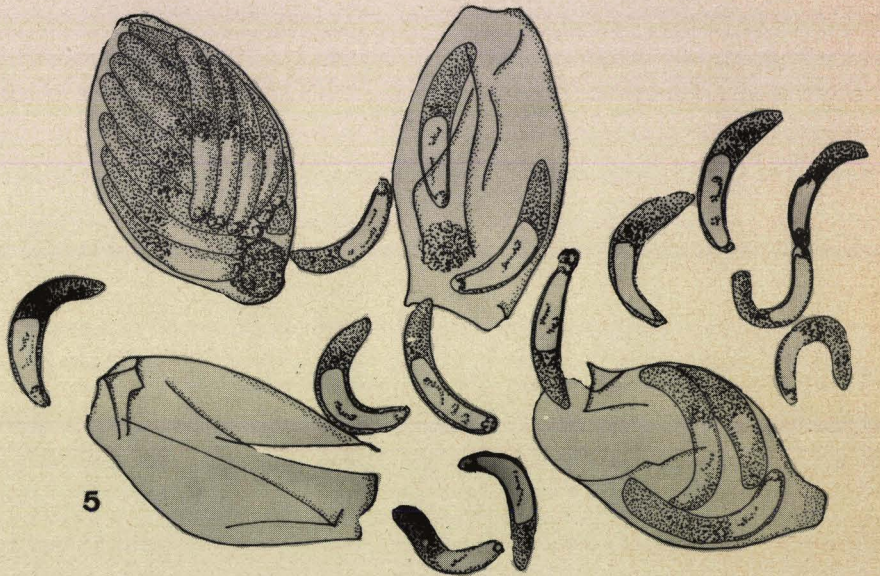
2



3



4



5

BUS
LILLE

La déhiscence ne s'opère pas en deux valves régulières comme chez les autres espèces mais paraît s'effectuer de façon quelconque (fig. 14 (5)). Le sporozoïte d'Angeiocystis est grand. Il dépasserait 25 microns (le fait que nos mesures semblent souvent plus grandes que celles de BRASIL tient sans doute à ce qu'elles sont effectuées sur le vivant, et non sur du matériel fixé). Ainsi que le note BRASIL le sporozoïte est parfois coudé (fig. 14 (5)).

Sa structure est classique : un clair noyau terminal occupe la moitié du volume. Un corpuscule réfringent orne cette extrémité. Quelques granules sont visibles dans le cytoplasme à proximité du noyau. Sur celui-ci on peut distinguer des éléments allongés formant un réseau en relief (Pl. VIII fig. k).

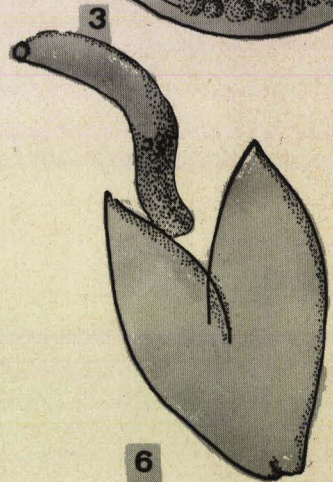
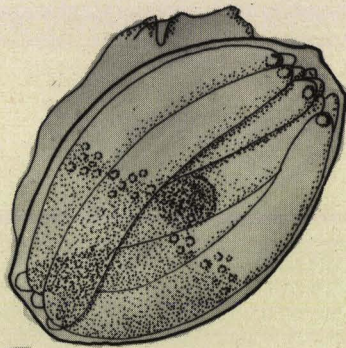
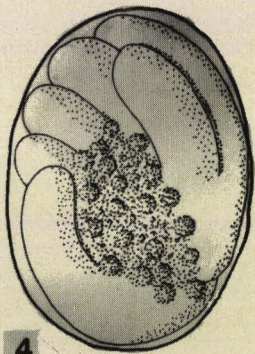
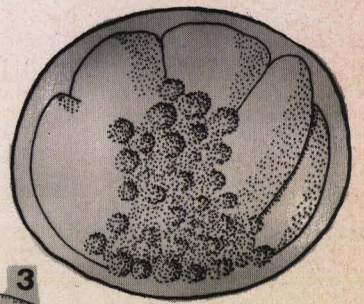
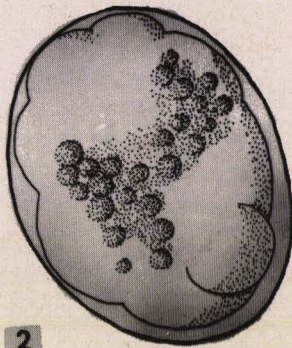
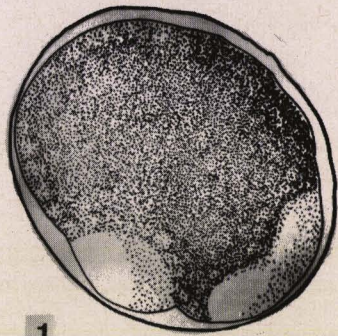
De toutes les espèces que nous ayons étudiées c'est chez Angeiocystis que le sporozoïte est le plus actif. Il se courbe et se détend, se fixe sur la lame par une extrémité et tourne dans un plan comme les aiguilles d'une montre ou bien il se dresse et se balance, ou tourne comme une toupie ; enfin, il avance parfois en ondulant.

Laissons BRASIL énoncer la diagnose d'Angeiocystis audouiniaie :

- "- Trophozoïtes en boudins arqués longs de 45 à 55 μ ;
- Microgamétocytes (migrogamontes) sphériques de 20 μ de diamètre environ ;
- Microgamètes biciliés en forme de croissant renflé et au nombre d'une quarantaine par kyste ;
- Macrogamétocytes sphériques de 30 μ de diamètre environ se transformant chacun en un seul macrogamète puis en un ookyste de même forme ;
- Ookystes contenant 4 sporocystes ovoïdes disposés en pyramide ;
- Sporocystes contenant un grand nombre - une trentaine - de sporozoïtes claviformes longs de 15 μ ."

5 - Defretinella eulaliae (fig. 15 - Pl. IX)

A Wimereux certaines Eulalia viridis montrent à l'examen à la loupe binoculaire des taches blanches en plus ou moins grande quantité. Par incision légère on peut les isoler. Il s'agit de Coccidies qui vivent dans



BUS
LILLE

l'épiderme du ver. Malheureusement, nous n'avons pu observer les premiers stades de la croissance. Les plus jeunes stades rencontrés, en forme de cigare, semblent intermédiaires entre un hypothétique trophozoïte allongé et un gamonte sphérique.

Sur le vivant le gamonte ne diffère de celui d'Angeiocystis que par ses dimensions: il est deux fois plus grand.

Le gamonte mâle est sphérique ou légèrement piriforme. Autour d'un reliquat cytoplasmique unique se forme, de la façon habituelle un grand nombre de microgamètes. Nous n'avons pu observer la libération des microgamètes.

Gamontes et ookystes sont souvent rejetés dans l'eau de mer et peuvent être recueillis dans les filets de mucus laissés par le ver. Le cytoplasme de l'oeuf fécondé se rétracte à l'intérieur d'une épaisse paroi bilaminée (Pl. IX fig. a).

De nombreuses divisions nucléaires interviennent dans l'ookyste qui est tantôt sphérique, tantôt légèrement ovoïde ou même franchement allongé. Nous avons observé des kystes qui contenaient plus de soixante sporoblastes (Pl. IX fig. b).

De la masse cytoplasmique de ceux-ci émergent des protubérances pétaoloïdes qui s'allongent pour former plusieurs dizaines de sporozoïtes. Ceux-ci, longs de 20 microns, libérés par la déhiscence en deux valves du sporocyste symétrique en ballon de rugby, sont tout à fait comparables à ceux des autres espèces (fig. 15 - Pl. IX fig. c).

Les points connus du cycle de Defretinella eulaliae sont donc :

- hôte : Eulalia viridis ;
- Croissance et gamogonie intratissulaires;
- Gamonte mâle indivis formant par perlage un grand nombre de microgamètes ;
- Sporogonie se terminant dans l'eau de mer par la formation de plus de cinquante sporoblastes contenant chacun plusieurs dizaines de sporozoïtes.

Enfin nous signalerons brièvement que dans les muscles du Notomastus de l'Aber à Roscoff existent divers stades d'évolution d'un parasite ressemblant à une Coccidie.

Il s'agit de trophozoïtes ovoïdes (Pl. IX fig. e) et de gamontes très denses (Pl. IX fig. d). Le gamonte mâle se découpe en une vingtaine de microgaméto blastes qui forment 10 à 20 microgamètes chacun (Pl. IX fig. f - g).

Les stades ultérieurs sont inconnus. Il est possible que le reste du cycle se déroule à l'extérieur du ver ; malheureusement, celui-ci est difficile à élever, ce qui rend cette étude délicate.

B - DISCUSSION

Dans aucun de ces cycles nous n'avons pu découvrir de schizogonie. Pourtant certaines observations sont troublantes. Il nous est arrivé de trouver chez Coelotropha durchoni comme chez Coelotropha vivieri des kystes non découpés en sporoblastes, entièrement remplis d'éléments identiques à des sporozoïtes. S'agissait-il d'un mode de reproduction particulier ou simplement d'un ookyste à un sporoblaste, résultat d'une anomalie comme chez Angeiocystis ?

Plus troublante a été chez Coelotropha durchoni la découverte d'un individu en forme d'ookyste qui "perlait" littéralement des éléments en forme de sporozoïte autour d'une masse cytoplasmique unique. Cette observation est restée unique malgré l'examen de milliers de "parasites".

Dans l'intestin de Eulalia l'histologie nous a montré de rares et très petits parasites uni- ou pluri-nucléés qu'il est infiniment hasardeux d'interpréter.

Faut-il donc (comme certains auteurs surpris de ne pas découvrir, chez d'autres Coccidies de Polychètes alors de connaissance récente, cette schizogonie caractéristique des autres cycles Coccidiens) admettre qu'elle puisse comme pour Aggregata se dérouler chez un autre hôte ?

Faut-il au contraire croire à son absence sous prétexte que celle-ci a été nettement démontrée par CHATTON et VILLENEUVE chez Eleutheroschizon et par GRELL chez Eucoccidium dinophili ?

Sans vouloir faire de finalisme on peut remarquer que la schizogonie qui aide à disséminer dans le corps volumineux de Vertébrés par exemple un nombre important de parasites n'est pas nécessaire chez les Polychètes de si petite taille que l'ingestion de quelques kystes peut provoquer une importante infection.

Quoiqu'il en soit cette question n'est pas résolue de façon satisfaisante.

Position systématique des espèces étudiées

Il serait vain de prétendre réviser les systèmes de classification proposés pour les Coccidies, d'après l'étude de quelques espèces.

A peine les observations réalisées permettent-elles de faire quelques remarques sur la valeur de certains critères habituellement pris en considération par les Systématiciens.

Certains auteurs basent leur classification sur la présence ou l'absence de schizogonie dans le cycle. Ainsi GRELL (1953) propose-t-il de distinguer les Schizo coccidies présentant une phase de schizogonie, des Eucoccidies n'en présentant pas, selon un système identique à celui utilisé chez les Grégarines.

Si l'on adopte cette classification il faudrait donc placer parmi les Schizococcidies Caryotropha, Dorisiella et Cristalloïdophora chez qui selon leurs auteurs la schizogonie existerait. Les autres Coccidies de Polychètes se rangeraient alors dans les Eucoccidies.

Mais il faut reconnaître que l'absence effective de schizogonie n'a été démontrée que rarement : ainsi chez Eleutheroschizon par CHATTON et VILLENEUVE (1936).

Eucoccidium dinophili, (si voisin des Coccidies de Polychètes que nous ne pouvons l'en dissocier) se propage par simple ingestion des ookystes (GRELL 1953). Il semble en être de même pour Myriosporides. Mais ces quelques renseignements ne suffisent pas pour affirmer avec certitude l'absence de schizogonie chez la plupart des Coccidies de Polychètes, ce qui rend difficile d'utiliser, dans l'état actuel de nos connaissances, la classification en Schizococcidies et Eucoccidies.

La ressemblance entre le jeune parasite végétatif et le sporozoïte ne paraît pas constituer une présomption sérieuse en faveur de l'hypothèse de l'absence de schizogonie. En effet, il est fort probable que le schizozoïte, s'il existait, ressemblerait lui-même au sporozoïte, comme chez les Coccidies où la schizogonie est bien connue.

Dans le système de classification de GRELL, les Eucoccidies auraient un développement extracellulaire, par opposition aux Schizococcidies intracellulaires. Or nous avons pu constater, grâce à la microscopie électronique, que

même chez les espèces qui, comme Myriosporides ou Coelotropha se développent dans le liquide coelomique, les premiers stades sont intracellulaires. La distinction n'est donc pas aussi nette qu'il paraîtrait au premier abord.

Dans l'état actuel de nos connaissances, il semble sage de considérer que, d'après leur mode de reproduction, les quelques espèces que nous avons pu étudier se rangent dans l'ordre des Eimeridea tel que GRASSE le définit. On remarquera pourtant que si l'absence de schizogonie dans leur cycle était définitivement établie, elles devraient occuper une place à part.

Si ces Coccidies montraient un nombre de sporocystes par kyste, un nombre de sporozoïtes par sporocyste constant, il serait facile de les utiliser pour la classification. Malheureusement, sauf chez Angeiocystis qui forme régulièrement 4 sporocystes, le nombre de ces éléments varie en général fortement pour une même espèce.

Quant au nombre de microgamètes formés par un gamonte mâle, au plus peut-on constater qu'il est faible, assez grand ou très grand, valeurs imprécises difficilement utilisables.

Un meilleur critère nous semble être le mode de formation des microgamètes autour d'un seul reliquat ou au contraire dans plusieurs microgamétoblastes. Cette dernière particularité caractérise la famille des Myriosporidae où entrait le genre Myriospora dont 3 espèces étaient décrites. L'existence de microgamétoblastes chez Myriosporides nous a semblé suffisante pour inclure cette espèce dans la famille des Myriosporidae. Pourtant le nom générique même de Myriospora n'a pas été choisi, en raison de certains détails, en particulier l'existence de l'exuviation chez les gamontes.

Il serait certainement utile de tenir compte dans la classification de critères ultrastructuraux. Ainsi des différences dans la structure fine des sporozoïtes (nombre de fibres, aspect des éléments tubulaires antérieurs, etc...) ou dans celles des microgamètes pourraient-elles être prises en considération de préférence à des valeurs fluctuantes comme leur numération.

Myriosporides semble donc logiquement se rattacher à la famille des Myriosporidae tandis que chacune des autres espèces pourrait nécessiter la création d'une nouvelle famille.

Nous avons inclus dans le genre Coelotropha deux espèces morphologiquement voisines, ce qui ne nous satisfait pas tout à fait, car certains détails comme l'existence de l'exuviation chez Coelotropha durchoni, non prouvée chez Coelotropha vivieri, ou encore la présence d'un rostre rétractile chez le trophozoïte de cette dernière pourraient fort bien être considérés comme des critères génériques.

II - ETUDE CYTOLOGIQUE

A - OBSERVATIONS

1 - Stades intracellulaires

a) Myriosporides amphiglenae :

En raison de sa petite taille, Amphiglena s'est révélé être le matériel le plus favorable pour suivre la destinée des très jeunes Coccidies.

C'est ainsi que nous avons pu découvrir le stade initial de l'infection dans l'épithélium intestinal (Pl. X, fig. a). Cette observation est très rare, ce qui doit tenir au fait que le passage au travers de l'intestin est très rapide. Ceci n'a rien d'étonnant : GRELL (1953) n'a-t-il pas constaté qu'une heure après l'ingestion de sporocystes d'Eucoccidium les sporozoïtes arrivent déjà dans le coelome de Dinophilus ?

Après avoir traversé l'intestin les petits parasites tombent dans le sinus sanguin péri-intestinal (Pl. X, fig. b) où ils peuvent s'accumuler en grand nombre.

Enfin ils arrivent dans le coelome où ils élisent domicile dans les cellules coelomiques (Pl. X, fig. c) de toutes les parties du corps et même dans les cellules du panache antérieur (Pl. X, fig. d).

Une même cellule peut abriter un ou plusieurs parasites.

Ceux-ci sont, comme nous l'avons vu sur le vivant, arqués et effilés d'un côté (voir fig. 7). Le noyau est insensible à la réaction de Feulgen. Les deux nucléoles diamétralement opposés se colorent en rouge intense par le vert de méthyle pyronine.

Par cette méthode le cytoplasme se teinte fortement en rouge : seule une zone ovoïde située du côté aigu n'est pas colorée. Cette même zone reste incolore lors de la réaction au P.A.S. alors que l'ensemble du cytoplasme -exceptées une formation circulaire près du noyau et quelques grosses inclusions- se teinte en rouge. Ces grosses inclusions présentent les réactions des lipides.

La microscopie électronique (fig. 16) permet d'interpréter plus précisément les éléments observés sur le vivant ou en histologie. C'est ainsi que la région apicale claire chromophobe apparaît au microscope électronique comme une zone très particulière et hautement différenciée ; la plage claire située



BYS
LILLE

à l'avant du noyau est occupée par l'appareil de Golgi.

A faible grossissement (Pl. XI), la paroi du parasite semble formée de deux membranes : l'une interne épaisse, au tracé régulier, l'autre externe mince et assez ondulée, séparée de la première par un espace de 100 à 700 Å. Or, un examen plus approfondi permet de constater que la membrane interne est en fait constituée par l'accolement intime de deux membranes fines. Ce sont donc trois membranes élémentaires épaisses de 70 Å environ qui enveloppent le parasite (Pl. XII, fig. c).

Cette paroi est interrompue au moins en un endroit par une formation identique à celle décrite chez d'autres Sporozoaires sous le nom de micropyle ou micropore (mp). La membrane externe s'invagine alors en doigt de gant dans un puits cylindrique formé par la double couche interne (Pl. XIII, figs a - b).

Dans le cytoplasme riche en ribosomes s'observent des mitochondries à courtes crêtes vésiculaires, des membranes ergastoplasmiques essentiellement réparties autour du noyau et des inclusions volumineuses. Ces inclusions sont de deux sortes : les unes, de section ovoïde ou circulaire, d'un blanc pur sur nos préparations, limitées par une frange floue plus dense aux électrons, sont des grains de paraglycogène. Les autres plus grandes, irrégulières et plus denses représentent des inclusions lipidiques (L) (Pl. XV, fig. c).

Le noyau peu dense, contenant deux gros nucléoles compacts est entouré d'une double membrane classique percée de pores et pourvue de grains R.N.P. sur sa face externe (Pl. XI - Pl. XVII, fig. c).

Près du noyau, ceinturée par une lame ergastoplasmique, s'étale la zone golgienne (Pl. XVI, fig. a).

Quatre ou cinq empilements d'une dizaine de saccules, représentant la totalité de l'équipement golgien de la cellule, émettent vers le centre de la formation des vésicules golgiennes au contenu semi-dense et granuleux. La lame ergastoplasmique périphérique n'est pourvue de grains R.N.P. que sur sa face externe (Pl. XVI, fig. c). Sa face interne est lisse et bourgeonne de petites vésicules ; ces petites vésicules régulières, au contenu peu dense, forment une couche continue entre la ceinture ergastoplasmique et le premier saccule de chaque dictyosome avec lequel certaines d'entre elles communiquent

(Pl. XVI, fig. c). Il s'agit là d'une association extrêmement précise entre l'ergastoplasme et l'appareil de Golgi qui existe toujours chez les Coccidies des Polychètes que nous avons étudiées ; elle est rendue encore plus spectaculaire ici par le fait que tous les dictyosomes sont rassemblés en une zone unique.

Du côté aigu de la cellule, dit "antérieur", la masse cytoplasmique semble "détachée" de la paroi, ménageant ainsi un manchon périphérique libre d'inclusions (Pl. XIV, fig. a - Pl. XV, fig. a). Dans cette zone corticale" (ZC) descendent, depuis l'apex antérieur, une vingtaine de formations fibrillaires (f) (Pl. XII, figs a, b - Pl. XIII, fig. a - Pl. XV, fig. a) qui s'insèrent à l'avant sur un anneau dense, et dont le tracé se perd vers l'arrière. En coupe transversale, ces fibres montrent une section hexagonale formée par six sous-unités qui entourent un élément central (Pl. XV, fig. a).

Dans la zone médullaire (Zm), courent des tubules grêles (tg) à paroi lisse (Pl. XII, fig. a) et des canaux (Cm), plus épais au contenu hétérogène (Pl. XIV, fig. a) peut être au nombre de deux. Certaines images montrent des canaux apparemment semblables qui s'abouchent à la double couche interne de la paroi et communiquent ainsi avec l'espace intermembranaire (Pl. XIV, figs b, c, d).

A l'apex, la double couche interne dessine une proéminence autour de laquelle la fine membrane externe forme un ornement annulaire (Pl. XII, fig. b). Une de nos images montre une invagination profonde cupuliforme de la membrane externe dans une ouverture ménagée dans la double couche interne (Pl. XII, figs a, c). Cette unique observation ne permet pas de préciser la signification de cette structure qui traduit peut-être un acte de phagocytose.

Enfin, toujours dans la région antérieure mais dans la partie moyenne (zm δ) située entre la zone corticale (Zc) "vide" et la zone médullaire (Zm) des tubules, sont groupées de nombreuses sections allongées ou circulaires, très denses aux électrons (tc) (Pl. XV, fig. a).

Ces organites évoquent les formations décrites chez les Sarcosporidies sous le nom de sarconèmes et chez d'autres organismes sous le nom de tubules contournés. Il s'agit en fait de sections d'éléments très longs, pliés "en accordéon".

Ces "tubes" sont limités par une membrane élémentaire et certaines images permettent de déceler leur structure interne composée d'éléments circulaires eux-mêmes formés par une membrane élémentaire entourant un granule central dense (Pl. XVI, fig. b).

Les "tubules contournés" (tc), très nombreux dans la région antérieure sont plus dispersés dans l'ensemble du cytoplasme périphérique.

Des vacuoles moins denses (V1), au contenu granuleux, limitées elles aussi par une membrane élémentaire, existent en amas dans le cytoplasme (Pl. XV, fig. c).

Enfin, il arrive que les coupes intéressent d'autres types d'inclusions comme des éléments granuleux arrangés en nid d'abeille ou des vacuoles compartimentées par des cloisons internes rectilignes, ou encore des gouttelettes opaques aux électrons.

Parfois le cytoplasme renferme des enroulements denses de membranes (Pl. XVII, fig. b) ; de pareils éléments s'observent parfois dans l'espace intermembranaire de la paroi externe (Pl. XVII, fig. d) et aussi dans la vacuole hôte (Pl. XVII, fig. a). Cette vacuole creusée dans le cytoplasme de la cellule hôte est limitée par une membrane élémentaire. Sur son pourtour, existent de nombreuses formations membranaires. Celles-ci apparaissent comme des bottes d'éléments rectilignes ou des enroulements (Pl. XI - Pl. XVII, fig. a).

b) Angeiocystis audouiniaie :

Nous avons pu observer des stades comparables sur des coupes ultrafines de corps cardiaque d'Audouinia.

Les rapports de la petite Coccidie avec le tissu parasité sont malaisés à définir. Elle paraît la plupart du temps plongée directement dans le cytoplasme de la cellule hôte (Pl. XIX, fig. c), mais parfois elle semble isolée par des membranes (Pl. XVIII).

Le gros noyau (Pl. XVIII) est entouré par une double membrane percée de pores et renferme quelquefois, en plus du gros nucléole dense, des formations vacuolaires limitées par plusieurs membranes (Pl. XIX, fig. d). De telles formations semblent parfois émaner de la membrane interne de la paroi nucléaire.

La paroi externe de la Coccidie apparaît presque toujours double, mais il arrive que l'on puisse discerner, entre les deux membranes denses, une fine couche intermédiaire, et de petites vésicules subsphériques (Pl. XIX, fig. c).

Nous n'avons pu chez cette espèce découvrir de micropore. Cette structure nous a probablement échappée en raison du faible nombre d'individus étudiés. En effet ces stades sont très rares sur nos coupes ; dans presque tous les cas les Audouinia récoltés ne renfermaient que les stades avancés de l'infection.

Des formations annulaires denses ornent l'apex de la cellule (Pl. XIX, fig. a). En coupe transversale, apparaissent trois cercles emboîtés : les deux externes très denses entourent un anneau central double à ponctuations régulières (Pl. XIX, fig. b). Ces ponctuations représentent l'insertion de fibres longitudinales. Ces fibres semblent s'étendre tout au long du corps du parasite, ainsi qu'en témoignent les coupes tangentielles (Pl. XIX, fig. a). Elles sont tubulaires et peut-être au nombre d'une trentaine. Les inclusions cytoplasmiques sont les mêmes que chez Myriosporides : grains de paraglycogène, flaques lipidiques denses étoilées, parfois petites vacuoles au contenu hétérogène (Pl. XIX, figs c, d). De nombreuses sections de tubules contournés (tc) sont présentes sur les coupes. Elles sont entourées par une membrane élémentaire et parfois on y peut distinguer un contenu finement vésiculeux (Pl. XVIII).

L'ergastoplasme est abondamment représenté. Il contracte avec les dictyosomes épars les mêmes relations que chez Myriosporides (Pl. XIX, fig. c).

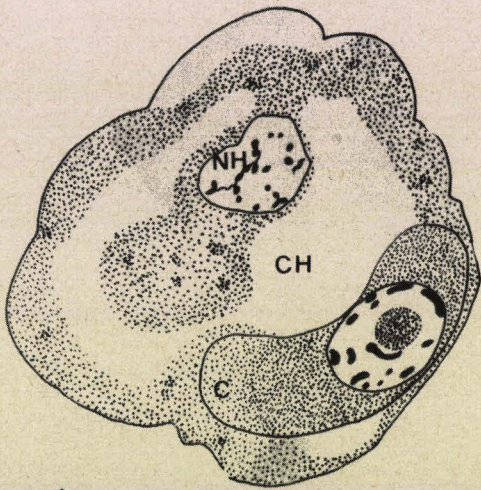
Les mitochondries petites et rares ne possèdent que quelques courts tubules (Pl. XVIII).

Des éléments membranaires denses enroulés se trouvent parfois emprisonnés entre les membranes de la paroi externe.

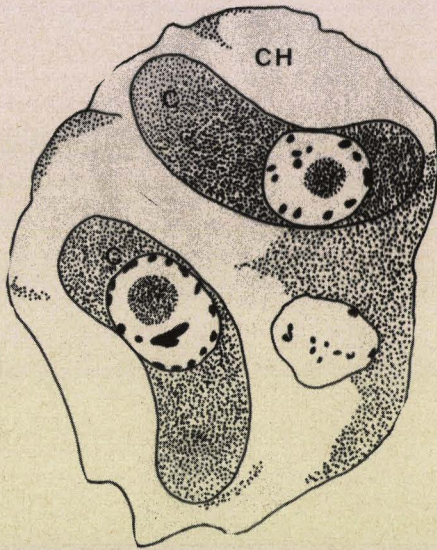
Il faut noter que, à proximité des parasites, le tissu du corps cardiaque est particulièrement riche en glycogène (Pl. XIX, figs b, d). Il semble que la petite Coccidie s'installe de préférence dans les zones où abonde ce polysaccharide.

c) Coelotropha durchoni :

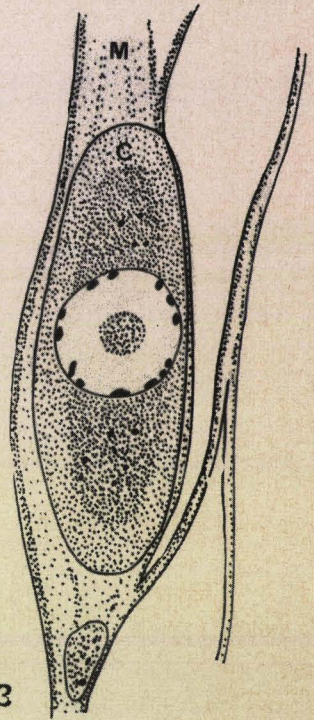
Chez Coelotropha durchoni, l'étude histologique démontre encore que les premiers stades de développement sont intracellulaires : en effet, ils



1



2



3

BUS
LILLE

existent dans des cellules coelomiques (Pl. XX, fig. a - fig. 17 (1 et 2)) et dans les cellules musculaires (Pl. XX, fig. b - fig. 17 (3)). Les parasites abrités par les cellules coelomiques sont toujours de petite taille et évoquent en tous points ceux décrits sur le vivant (Pl. III, fig. a). Des amas de chromatine sont accolés à la membrane nucléaire (Pl. XX, figs a, d).

Dans les cellules musculaires, les parasites peuvent atteindre 30 μ . Il semble donc qu'ils commencent à croître dans la fibre musculaire. Il n'est pas impossible que les cellules coelomiques réalisent le transport des germes infectieux arrivés dans le coelome : des phénomènes du même ordre ont été décrits chez Eimeria dont les sporozoïtes sont véhiculés d'un point à l'autre de l'intestin de l'hôte par les macrophages (CHALLEY et BURNS 1959 - DORAN 1966).

En aucun cas, les jeunes coccidies ne semblent dégénérer dans la cellule coelomique, ce qui écarte la possibilité d'une phagocytose destructrice.

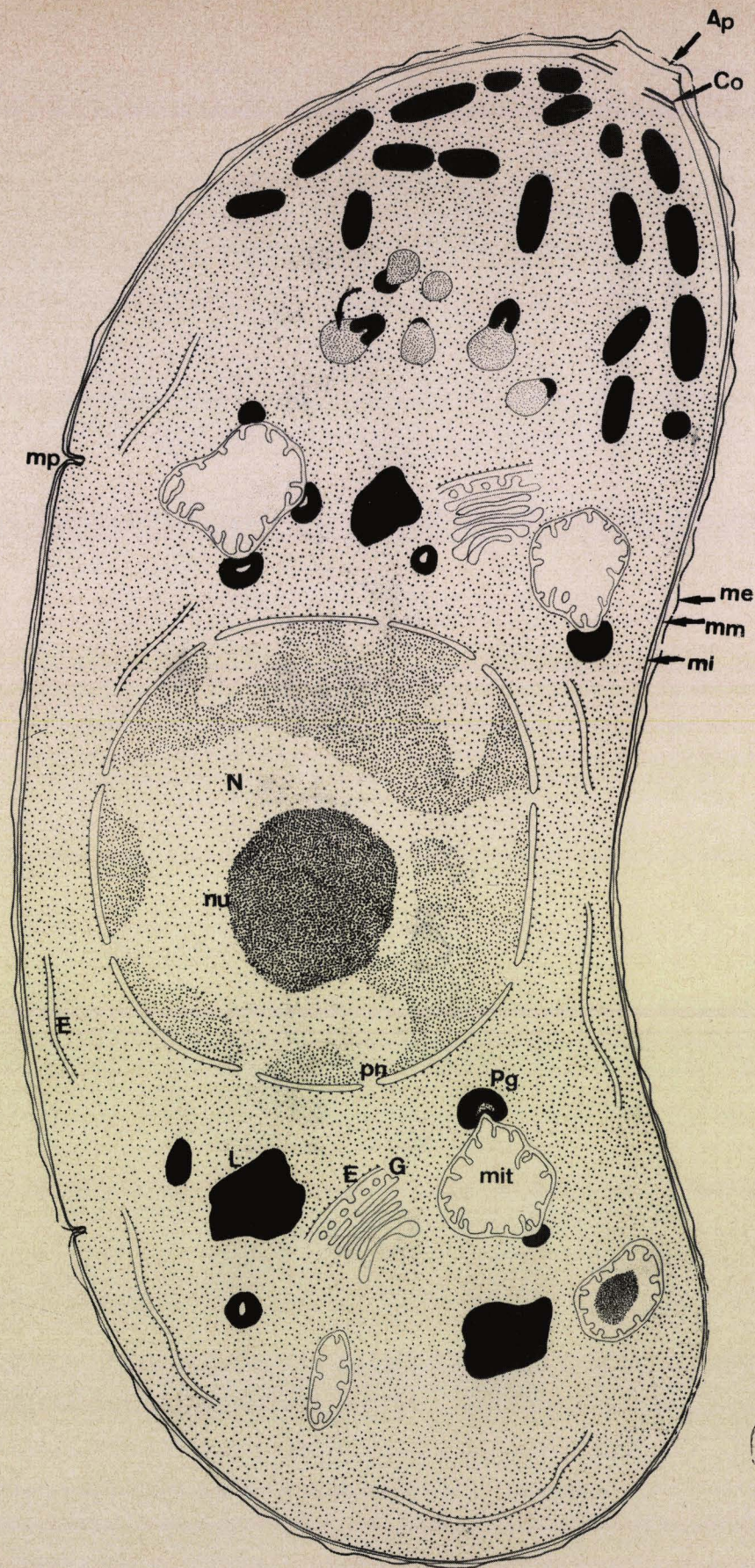
Le parasite baigne directement dans le cytoplasme de la cellule hôte, ainsi que le montrent les coupes ultrafines. Il est plongé tantôt dans le cytoplasme non différencié de la cellule musculaire (Pl. XXIV, fig. a), tantôt allongé dans la partie fibrillaire elle-même (Pl. XX, fig. c). La cellule parasitée ne semble pas en souffrir beaucoup. Elle renferme toutefois des formations denses constituées par des membranes enroulées (Pl. XIV, fig. a).

La paroi du parasite est le plus souvent triple (Pl. XXI, fig. b) : entre la membrane élémentaire interne de 80 Å d'épaisseur, peu dense et de tracé régulier, et la membrane externe plus épaisse (150 Å environ) plus dense et plus ondulée s'intercale parfois une fine couche intermédiaire de structure peu nette (Pl. XXI, fig. b).

La paroi est creusée par le micropore, comparable à celui de Myriospoides (Pl. XXIII, figs b, c). Une même coupe peut parfois montrer 2 micropores sur le même individu (Pl. XXIII, fig. b).

Vers ce qu'il est convenu d'appeler l'avant du parasite, la paroi externe dessine une protubérance (Pl. XXI, fig. b) qui apparaît en coupe transversale comme une formation annulaire (Pl. XXI, fig. a). Sous la paroi existe un anneau plus dense (ap) (Pl. XXI, figs a, b) sur lequel viennent s'attacher des fibres longitudinales, au nombre d'une cinquantaine (Pl. XXI, fig. a).

Le cytoplasme antérieur renferme d'assez nombreuses sections sombres



BUS
LILLE

de tubules contournés limités par une membrane élémentaire (Pl. XX, fig. b).

Dans cette région, existent des vacuoles assez particulières (V1) (Pl. XXIII, fig. a - Pl. XXIV, fig. b) : bordées par une membrane élémentaire, elles ont un contenu finement granuleux, d'un grisé moyen sur nos images. Certaines montrent une excroissance en forme de goutte très dense, comme si leur substance venait se concentrer à cet endroit (Pl. XXIII, fig. a).

D'autres vacuoles sont encore présentes çà et là : les unes allongées et entourées de plusieurs membranes, d'autres irrégulières et peu denses. D'autres enfin sont de nature lipidique. Nous les décrirons plus loin chez le trophozoïte.

Les grains de paraglycogène, rares chez les plus petits parasites, deviennent de plus en plus nombreux au cours de la croissance. Ces grains, d'abord très petits, sont collés sur les mitochondries. Celles-ci sont alors enflées et leurs crêtes internes semblent plus longues qu'à l'ordinaire, affectant l'aspect de tubules plutôt que de courtes vésicules. Le grain de paraglycogène comporte une dépression dans laquelle s'enfonce une légère excroissance de la mitochondrie (Pl. XXII, fig. b).

Dans la matrice des mitochondries existe parfois une volumineuse inclusion dense (I) (Pl. XXIV, fig. b).

L'ergastoplasme et des dictyosomes épars présentent des rapports constants déjà signalés chez les autres espèces (Pl. XXII, fig. b).

On peut observer dans le suc nucléaire peu dense et hétérogène, outre un gros nucléole compact, des travées sinueuses de chromatine surtout apparentes sur les coupes fixées au formol-acroléine réunies aux croûtes périphériques de même nature (Pl. XX, fig. d). La membrane nucléaire est de structure classique (Pl. XX, figs c, d - Pl. XXII, fig. b).

2 - La phase végétative

Sur le vivant, quelques différences minimes (proportions, courbure plus ou moins accentuée) distinguent les trophozoïtes des espèces étudiées. De même, ceux-ci présentent sur les coupes histologiques un aspect très comparable et des propriétés de coloration identiques.

En raison des facilités d'obtention en grandes quantités de Coelotropha durchoni, c'est elle que nous avons utilisée pour cette étude.

De simples frottis ou des coupes histologiques colorés au glychémalun-éosine par exemple (Pl. XXV), donnent un certain nombre d'indications sur l'évolution de la structure du parasite. On peut observer que très tôt des vacuoles claires chromophobes apparaissent dans la zone médullaire du cytoplasme. Ces vacuoles d'abord petites sont sphériques (Pl. XXV, fig. a). Puis, de plus en plus nombreuses, elles finissent par confluer et présentent l'aspect de chaînettes lorsque la Coccidie atteint 100 microns de long. Le phénomène se poursuivant, elles constituent de grandes lacunes chez le trophozoïte au terme de sa croissance (Pl. XXV, fig. c).

Par ailleurs, la paroi externe subit des modifications : lorsque le trophozoïte atteint environ cinquante microns de long, celle-ci semble se dédoubler : sous la couche externe épaisse, lisse et régulière, la surface cytoplasmique se creuse de cryptes nombreuses (Cr), prenant un relief tourmenté (Pl. XXV, fig. b). L'imprégnation argentique selon CHATTON et LWOFF réalisée sur les trophozoïtes démontre l'existence d'un réseau argyrophile superficiel constitué par des lignes longitudinales parallèles réunies par des travées perpendiculaires (Pl. XXVI, fig. g). Ce réseau sera tout à fait différent lorsque le parasite aura terminé sa croissance (Pl. XXVI, fig. f).

Le fond cytoplasmique, ainsi que la membrane interne cytoplasmique sont intensément colorés par le Bleu de Bromophénol mercurique, réaction des protéines.

Des éléments globuleux sont colorés de façon intense par la réaction du P.A.S. Il s'agit des grains de paraglycogène (Pl. XXVI, fig. b). Ceux-ci ne se colorent plus lorsque la coupe a séjourné dans l'amylase salivaire ; par contre, ils sont encore colorés par la technique du P.A.S. dimédon. Le

paraglycogène présente, -cela est bien connu- les mêmes propriétés de coloration que le glycogène.

Des granules très réfringents, annulaires ou sphériques semblent parfois se trouver au centre des grains de paraglycogène.

Mais sur le vivant, après écrasement du trophozoïte sous lamelle, on peut voir que les grains de paraglycogène sont subsphériques, que leur coeur semble moins dense que le cortex, et que les granules réfringents sont tout à fait indépendants (Pl. XXVI, fig. d).

Par le carmin de Best, les grains de paraglycogène sont colorés plus discrètement ; cette technique par contre, teinte vivement la paroi la plus externe.

Celle-ci prend également une coloration rouge par le mucicarmin.

Le bleu alcian, réactif des mucopolysaccharides acides ne la colore pas. Cette technique met en évidence dès les stades jeunes des granulations bleues dans le cytoplasme. Celles-ci diminuent de taille et augmentent en nombre avec l'âge : chez le grand trophozoïte, elles sont extrêmement abondantes, nettement plus petites que les grains de paraglycogène et situées principalement dans le cytoplasme médullaire (Pl. XXVI, fig. c).

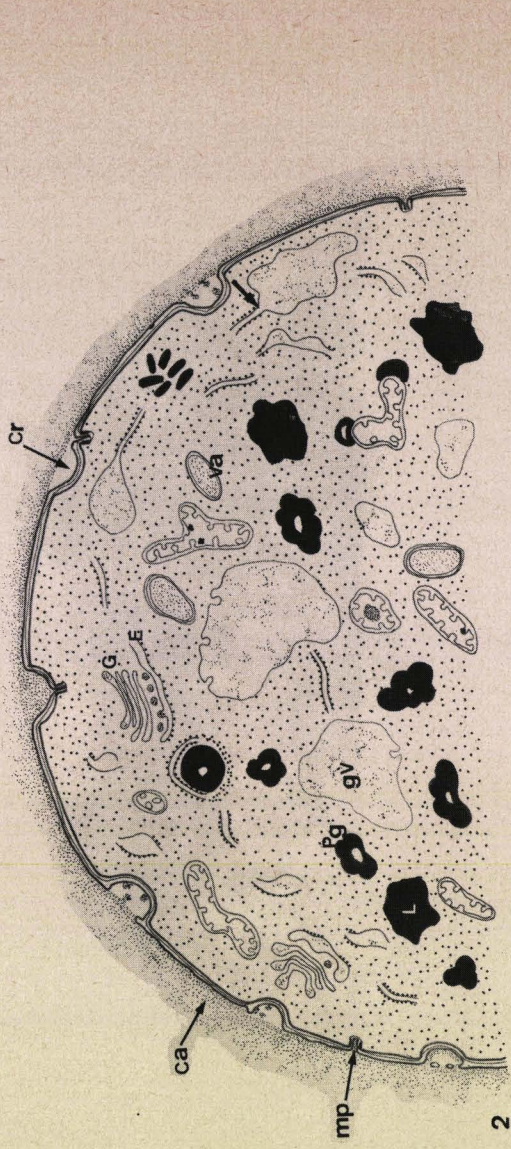
Des plages métachromatiques sont révélées lors de la coloration par le bleu de toluidine à pH 4,6, près du noyau.

Des frottis frais traités au Noir Soudan montrent une grande quantité d'enclaves lipidiques (Pl. XXVI, fig. a).

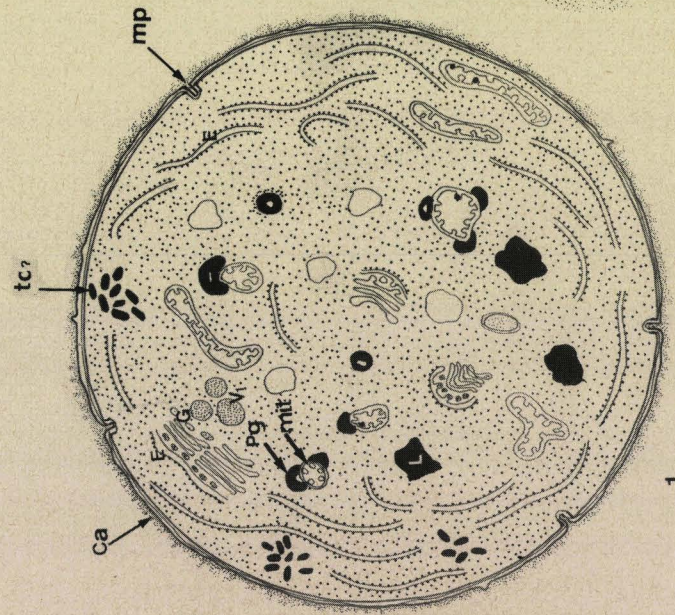
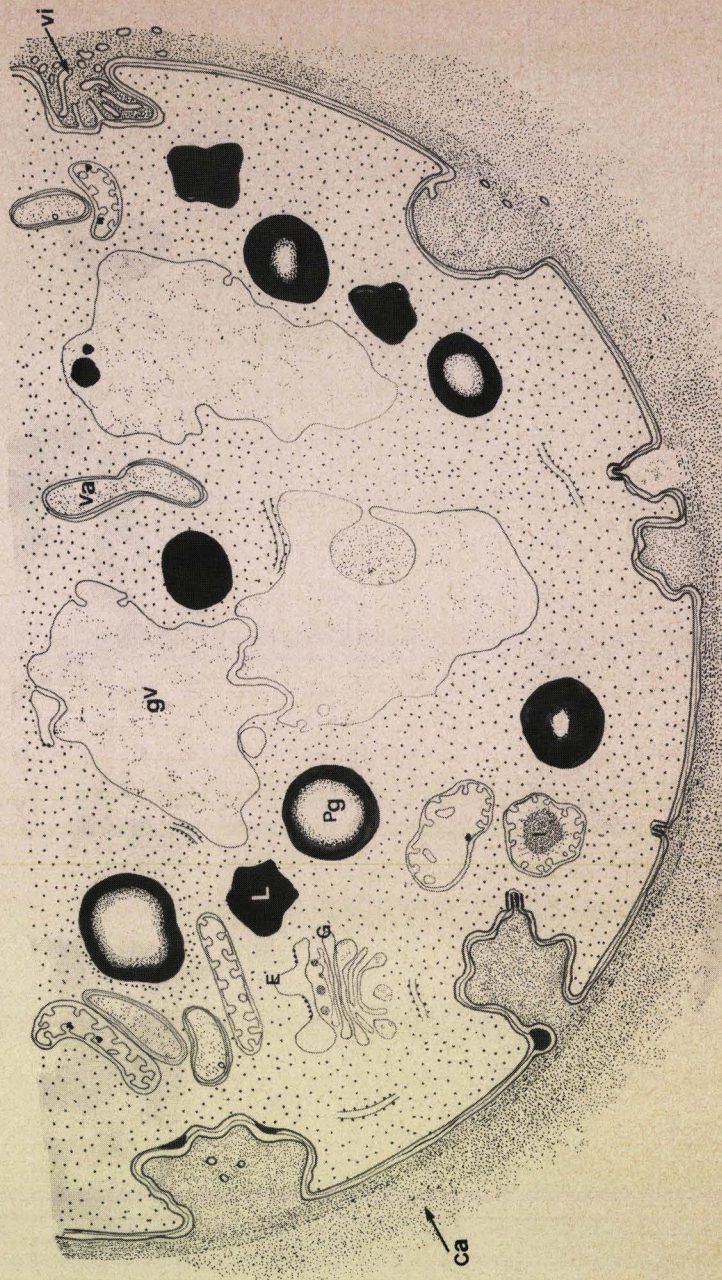
Lorsque la Coccidie dépasse 100 μ , apparaissent des plaquettes pyroninophiles offrant généralement l'aspect de petites coupes. Ces plaquettes sont très nombreuses sur le pourtour de la membrane nucléaire et se disséminent dans le cytoplasme médullaire (Pl. XXVI, fig. e).

Certaines coupes montrent un épanchement de granules pyroninophiles du caryosome dans le suc nucléaire (Pl. XXVI, fig. e).

Noyau et caryosome méritent une attention particulière. Tout d'abord, une étude de leur croissance a été réalisée. Sans entrer dans le détail des mesures qui ont permis d'établir ces résultats (OGER, HENNERE et VIVIER, 1965), nous pouvons la résumer de cette façon : le noyau et le nucléole croissent proportionnellement moins vite que l'ensemble de la cellule. Si chez les tropho-



2



1

BUS
LILLE

zoïtes de moins de cinquante μ le nucléole croît plus vite que le noyau, le phénomène s'inverse ensuite.

Par ailleurs, la chromatine n'est décelable par la réaction de FEULGEN que chez le tout jeune trophozoïte (ainsi que chez les stades intracellulaires).

Le nucléole, dans lequel la présence d'ARN est démontrée par la réaction du vert de méthyle-pyronine, montre une structure variable : il semble creusé de vacuoles, décomposé en couches concentriques, parsemé de granules réfringents. Nous avons vu que vers la fin de la vie végétative, il montre des phénomènes d'extrusion très spectaculaires (Pl. XXVI, fig. e).

- Le microscope électronique nous a fourni des données complémentaires sur la cytologie du trophozoïte (fig. 19).

~~La paroi~~ La paroi des stades végétatifs est, tout au long de leur croissance constituée de trois enveloppes. Si la plus externe (qui est aussi la plus dense et la plus ondulée) montre sur toutes les images la structure classique d'une membrane élémentaire trilaminée, cette constitution est moins évidente sur les deux membranes internes ; celles-ci sont en effet moins épaisses (80 à 100 Å au lieu de 160) et moins denses ; la membrane moyenne est ténue et floue le plus souvent.

A l'extérieur du parasite plongé dans le liquide coelomique, apparaît dès le début de sa croissance, une couche anhiste (Ca), peu dense, floconneuse sur nos images, accolée à la paroi (Pl. XXVIII, figs a, b). Cette couche qui s'épaissit peu à peu, est formée d'un fin lacis de granules et de filaments légers (Pl. XXVII, fig. b).

Mais bientôt en de nombreux endroits la surface du parasite se déprime en de petites cuvettes bordées elles aussi par la triple paroi (Pl. XXVIII, fig. a). Ces cuvettes s'approfondissent, deviennent des cryptes au relief tourmenté, assez grandes pour être visibles (nous l'avons noté plus haut) au microscope optique (Pl. XXVIII, figs b, c). Dans ces cryptes, la membrane externe forme des digitations. Celles-ci peuvent prendre l'allure de villosités et sont parfois si nombreuses qu'elles occupent tout le volume de la crypte (Pl. XXIX, figs b, c).

A l'extérieur, cependant, la couche anhiste est devenue très épaisse, et remplit les cryptes ; elle est maintenant formée de 2 couches : la couche externe est plus spumeuse sur les images alors que la couche interne plus compacte

montre une certaine organisation : elle semble formée de lits filamenteux superposés, parallèles à la paroi (Pl. XXVIII, figs b, c). Cette distinction est particulièrement nette sur les préparations qui ont été fixées au formol-acroléine. Dans les cryptes, la substance de la couche anhiste est quelque peu différente et varie selon les images : elle peut être de même densité, mais plus homogène que le reste (Pl. XXVIII, fig. c); parfois les cryptes semblent en partie "vides", ou occupées par un treillis très lâche (Pl. XXVIII, figs a, b).

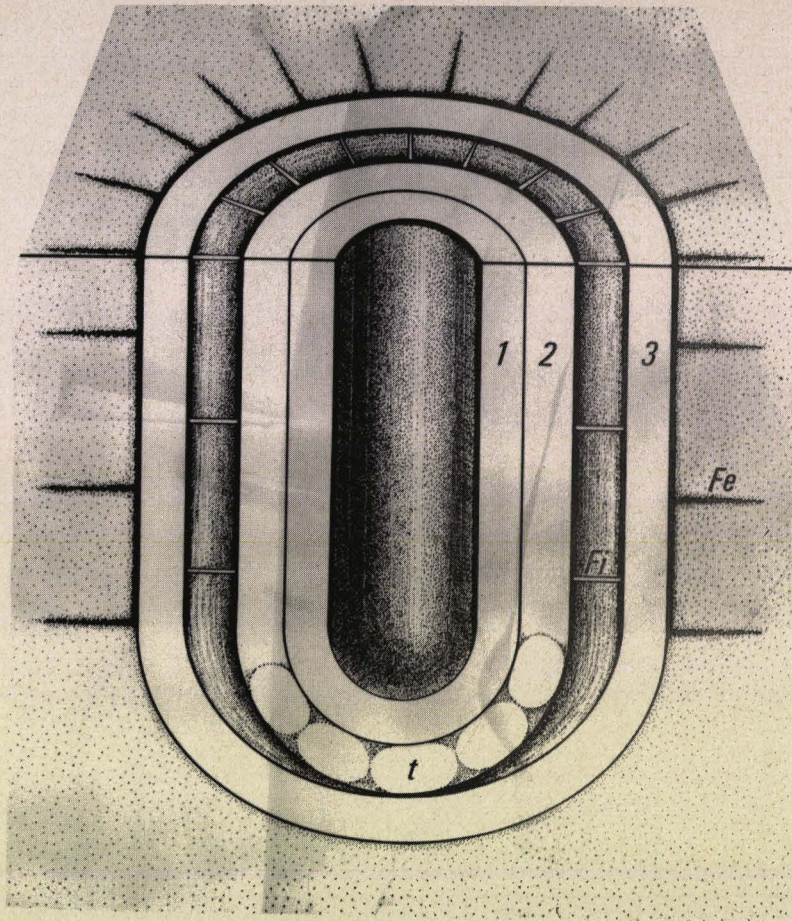
Lorsque les cryptes ne sont encore que de petites coupes régulières, de petites boules d'un matériel granulaire de densité comparable à celle de la couche anhiste semblent émaner du fond de la cavité pour rejoindre la couche anhiste (Pl. XXIX, fig. f).

Certains de ces amas sont accolés à la membrane externe, d'autres sont détachés et proches de la couche anhiste. D'autres images montrent que des amas de substance dense peuvent s'accumuler entre les membranes de la paroi, provoquant des excroissances recouvertes par la membrane externe (Pl. XXIX, figs d, e). Ces observations laisseraient supposer qu'il pourrait y avoir des transferts de substances au travers de la paroi : absorption, rejet, ou encore sécrétion de la matière constituant la couche anhiste.

Quelques images semblent démontrer que la couche anhiste n'est pas une couche rigide et nettement délimitée mais une enveloppe muqueuse, voire collante. En effet lorsque deux trophozoïtes se touchent, leurs couches anhistes peuvent s'accoler si intimement qu'il est impossible de discerner auquel elles appartiennent (Pl. XXX, fig. b). Il arrive que les cils d'un organe voisin pénètrent dans la couche anhiste et paraissent s'y "engluer" (Pl. XXX, fig. a).

Cette épaisse couche doit pourtant être perméable aux substances nutritives.

A tous les stades, la paroi du trophozoïte est percée de nombreux micropores. L'organisation de ceux-ci est notablement plus complexe que ne le laissent supposer les premières observations de cet organite décrit chez de nombreux Sporozoaires (fig. 20). Au niveau du micropore, les trois membranes constitutives de la paroi s'invaginent en un petit puits : les deux lames externes semblent parfois s'accoler pour former le cylindre interne (Pl. XXI, fig. a) tandis que la membrane interne devient la paroi extérieure du micropore.



BYS
LILLE

Celui-ci est donc constitué de deux cylindres emboîtés : le plus externe formé d'une membrane trilaminée (2 feuillets denses et un espace clair) le plus interne de deux lamelles accolées (3 feuillets denses et 2 espaces clairs); ceci est particulièrement visible sur les coupes transversales où il apparaît nettement que l'anneau central est double (Pl. XXXI, figs e, f). Les deux cylindres ainsi formés sont renforcés par des épaisissements. Ces épaisissements n'existent pas dans la partie profonde du micropore qui est ainsi beaucoup plus ténue (PL. XXXI, figs b, c).

Dans l'espace séparant la double couche interne et la couche externe du cylindre sont régulièrement disposées de petites baguettes rayonnantes (Pl. XXXI, fig. b) ; sur les coupes transversales, on peut en évaluer le nombre à une vingtaine (Pl. XXXI, fig. f). Deux ou trois étages de ces formations rayonnantes, visibles sur les coupes longitudinales maintiennent ainsi la forme du micropore (Pl. XXXI, fig. b). Ces courtes baguettes semblent elles-mêmes formées par 2 éléments parallèles ou en éventail.

A l'extérieur, d'autres structures, plus fines à aspect fibrillaire, ancrent le micropore dans le cytoplasme (Pl. XXXI, figs d, e). Dans le fond du micropore, les lames constituant le cylindre se soudent (Pl. XXXI, fig. c) ; dépourvues des épaisissements qui renforçaient le cylindre, elles forment alors un ensemble peu dense, dont la structure n'est pas toujours nette. Il arrive cependant qu'on y distingue trois membranes ; l'une d'elles -peut-être la plus interne- montre parfois une ornementation qui lui donne l'aspect d'une cordelette tressée (Pl. XXXI, fig. b).

Si la structure du fond du micropore est rarement évidente, cela peut être dû à ce que cette zone semble être la partie "active" du micropore, sujette à des remaniements permanents.

En effet, il arrive que le fond du micropore soit distendu vers l'intérieur du cytoplasme, en forme de goutte (Pl. XXXI, figs g, h) ; d'autres images montrent le pore béant dans le cytoplasme. C'est pourquoi il semble possible que le micropore ait un rôle dans la nutrition en laissant passer, à la façon d'un compte-gouttes, de petites quantités de substances nutritives.

L'étude ultrastructurale permet également de donner quelques précisions sur les inclusions cytoplasmiques déjà démontrées pour la plupart en microscopie optique.

β - Les inclusions cytoplasmiques et le noyau

Les mitochondries éparses ne dépassent que rarement 0,4 μ de large. Par contre, leur longueur peut être très importante puisqu'il arrive que certaines sections dépassent 4 μ (Pl. XXVII, figs a, b). Leurs crêtes internes peu nombreuses sont en forme de courtes vésicules, comme chez les stades intracellulaires. Parfois certaines crêtes plus longues offrent en coupe l'aspect d'arc ou de cercle. Dans des parties dilatées de certaines mitochondries existent très souvent de volumineuses inclusions denses. Ces inclusions, granuleuses, sont situées dans la matrice ; de très nombreuses trainées fines de granules les relient à la membrane interne de la paroi de la mitochondrie (Pl. XXXVII, fig. a).

Des petites inclusions très denses semblent parfois se trouver dans les crêtes elles-mêmes.

L'appareil de Golgi est constitué de nombreux dictyosomes dispersés, en relation avec des formations ergastoplasmiques.

Les grains R.N.P. sont très abondants dans tout le cytoplasme. L'ergastoplasme est extrêmement développé chez les jeunes trophozoïtes (Pl. XXVII, fig. a).

L'aspect des grains de paraglycogène varie selon la fixation et la coloration utilisées et aussi selon le stade parasitaire observé : le plus souvent ils ont, comme sur le vivant, une zone corticale plus dense que le centre.

Chez les jeunes trophozoïtes, les grains de paraglycogène sont très petits. Comme chez les stades intracellulaires, ils sont accolés à des mitochondries enflées (Pl. XXXIV, fig. a). Les petits grains se réunissent pour en former de plus gros (Pl. XXXVI, fig. c) ; les gros grains ne sont plus en rapport avec les mitochondries mais ils semblent toujours situés dans des zones très riches en ribosomes (Pl. XXXVI, fig. b).

Les vacuoles lipidiques au contenu homogène, limitées par une membrane plus dense ont une forme irrégulière, plus ou moins étoilée .

Les autres vacuoles n'apparaissent que progressivement :

Les unes, (Va) sont en forme de saucisse ; leurs dimensions sont de l'ordre de celles des mitochondries ; elles en ont aussi la forme (Pl. XXXVI, fig. a). Limitées par plusieurs membranes, elles renferment une substance granuleuse peu dense.

Les autres sont les grandes vacuoles (gv) (Pl. XXXIII, fig. a) observées en microscopie optique. Elles sont limitées par une membrane simple. Peu dense, leur contenu est floconneux, formé d'un délicat treillis et de très petites vésicules. Parfois, on y observe de gros amas très denses. La membrane externe s'invagine par endroits dans la vacuole à la façon de vésicules de pinocytose. Parfois des masses plus importantes, qui renferment une substance différente, plus concentrée que celle de la vacuole font hernie dans celle-ci, comme prêtes à s'y déverser.

Il faut noter que sur une même section d'un individu, le contenu des grandes vacuoles varie, ce qui tend à montrer quelles sont le siège d'un intense métabolisme (Pl. XXIII). Ces vacuoles semblent se former aux dépens de l'appareil ergastoplasmique (Pl. XXXII, figs b, c) dont l'importance décroît au fur et à mesure que les vacuoles se développent (comparer Pl. XXVII, fig. a et Pl. XXXII, fig. a). Il est possible qu'elles aient parfois des rapports avec des saccules golgiens (Pl. XXXIII, fig. d).

Le noyau (Pl. XXXIII, fig. a) est entouré d'une double membrane ornée de ribosomes sur sa face externe et percée de pores. Ceux-ci sont constitués de huit éléments tubulaires entourant une baguette centrale (VIVIER 1967).

Le nucléoplasme peu dense est hétérogène ; on y distingue des éléments granulaires et des éléments fibrillaires, inégalement répartis. Dans le nucléole, très dense, ces deux sortes d'éléments coexistent aussi. Des enclaves d'aspect comparable au suc nucléaire sont creusées dans le nucléole.

3 - Les gamontes

a) le gamonte femelle

Le gamonte femelle reste uninucléé. Chez Angeiocystis et Defretinella il devient sphérique. Chez les autres espèces il est impossible de le distinguer du grand trophozoïte car il garde la même forme allongée.

Dans tous les cas, le cytoplasme est très dense, bourré des réserves accumulées pendant la vie végétative. Ces réserves sont constituées essentiellement par de nombreux gros grains de paraglycogène, particulièrement démontrés

par la coloration au P.A.S. (Pl. XXVI fig. b - Pl. XL fig. g).

Les coupes histologiques des Nereis diversicolor infectées montrent que quelques remaniements affectent Coelotropha à ce stade. On assiste à la disparition des vacuoles, le cytoplasme est plus compact, les grains de paraglycogène se tassent (Pl. XXVI fig. a) ; le bleu alcian révèle une accumulation de granules dans la zone centrale (Pl. XXVI fig. c). Vers la fin de la vie végétative, le cytoplasme s'est enrichi en plaquettes pyroninophiles (Pl. XXVI fig. e).

La paroi du gamonte semble moins irrégulière et le nucléole s'est émietté en plusieurs nucléoles secondaires.

Nous avons pu observer sur le vivant que le gamonte devient apte à la fécondation en se débarrassant de sa paroi externe (Pl. III). Nous n'avons remarqué cette "exuviation" de façon certaine que chez Coelotropha durchoni et Myriosporides. Il est possible qu'il existe chez d'autres espèces. Ce phénomène est surprenant. Comment expliquer en effet que le gamonte -jusque là immobile et ne possédant ni fibres, ni élément pouvant être responsable de mouvements- puisse soudain s'activer pour un court laps de temps ?

Si l'on ne peut mettre en cause une mobilité propre du gamonte il faut donc admettre que l'exuviation est provoquée par un phénomène mécanique.

Le premier signe annonciateur que l'on décèle est un décollement de la paroi. Ce décollement est peut être dû à un rejet de substance liquide par la masse cytoplasmique. Il se peut que la pression exercée par ce liquide finisse par rompre la paroi et par pousser le gamonte par l'ouverture ainsi ménagée.

Il ne s'agit là que d'une hypothèse. Pourtant quelques observations semblent l'étayer. Ainsi les coupes histologiques montrent une disparition des vacuoles dans le gamonte (comparer Pl. XXV fig. c et Pl. XXVI fig. e). On peut donc supposer que leur contenu est rejeté à l'extérieur.

Or nous avons pu observer en microscopie électronique des individus -qui pourraient être à un stade voisin de la gamétogenèse- chez qui les vacuoles sont en rapport avec l'extérieur, au niveau des cryptes, (Pl. XXXIV et XXXV). Le contact semble se faire tout d'abord par un système de tubules (Pl. XXXIV fig. b) puis la paroi se rompt (Pl. XXXIV fig. a) mettant en

en communication le contenu de la vacuole avec la couche anhiste. Dans l'hypothèse où il s'agirait d'un rejet de substance, celle-ci finirait par décoller la couche anhiste qui se romprait, constituant l'exuvie. Or la microscopie électronique a montré qu'effectivement l'exuvie est bien formée par la couche anhiste. Des "couches anhistes" vides, gardant l'empreinte des cryptes et dans lesquelles sont entraînées des vésicules sont ainsi observées sur les coupes, au voisinage des grandes Coccidies (Pl. XXX fig. c). La substance ainsi rejetée imprégnerait alors le gamonte exuvié ainsi que l'exuvie elle-même. C'est peut être à elle qu'il faut imputer l'attraction sélective des gamètes mâles par les seuls gamontes femelles exuviés ainsi que par les exuvies vides.

L'imprégnation argentique met en évidence à la surface du gamonte femelle un réseau polygonal irrégulier (Pl. XXVI fig. f). Nous ne pouvons savoir si ce réseau orne le gamonte avant ou après l'exuviation et nous n'avons pu encore le relier à des structures observées en microscopie électronique.

b) le gamonte mâle

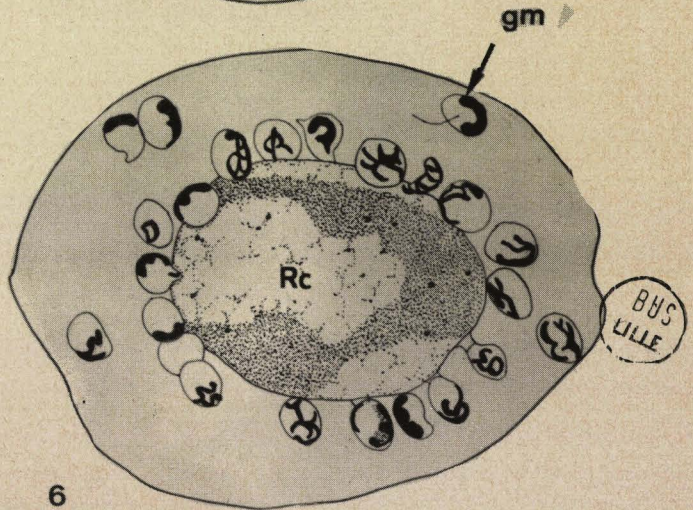
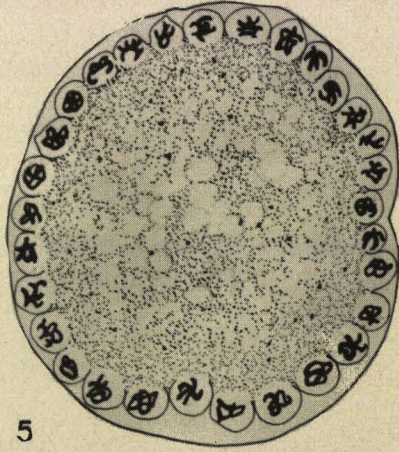
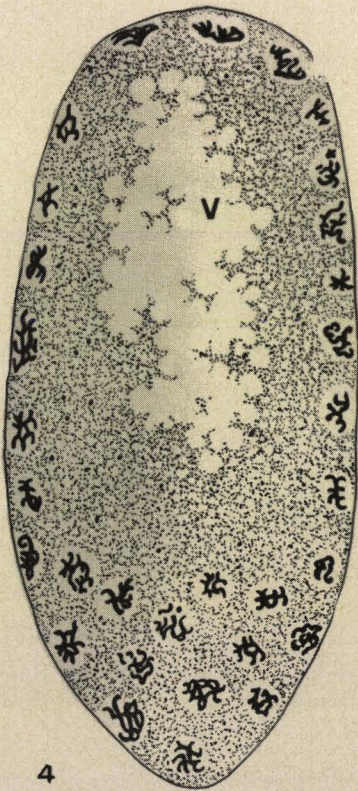
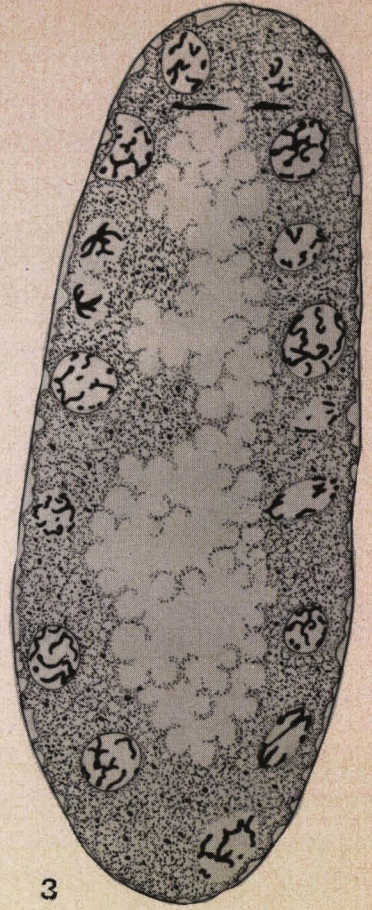
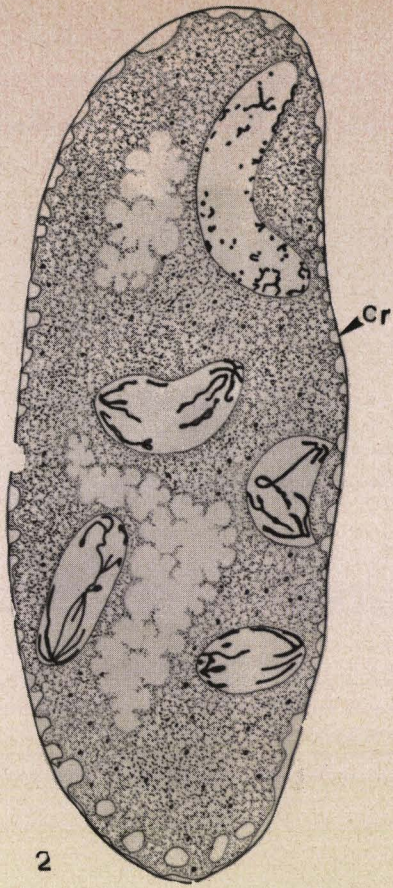
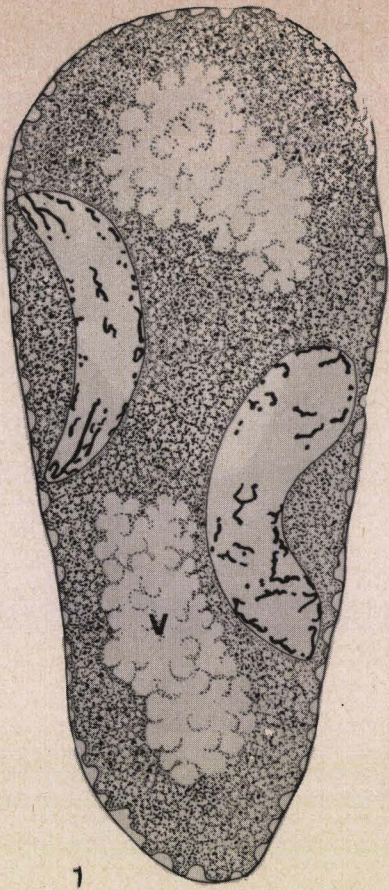
Microscopie optique

Chez toutes les espèces étudiées le gamonte mâle est de même forme, et plus petit que le gamonte femelle. Son cytoplasme est aussi beaucoup moins riche : les grains de paraglycogène y sont plus petits et moins nombreux.

Parmi les espèces étudiées, Coelotropha durchoni est un matériel de choix pour l'étude cytologique de la gamétogenèse mâle : les figures de division y sont grandes et nettes (comparer les planches XXXVIII et XXXIX avec la planche IV).

Contre la membrane, dans le noyau du jeune gamonte apparaissent des granulations chromatiques ; elles se disposent en fuseau et la première division se réalise. Il est difficile d'y distinguer les chromosomes. Nous n'avons pas observé chez les espèces étudiées de migration en trainées de grains chromatiques du noyau vers la surface comme Brasil le signale chez Angeiocystis.

Au début, les figures de division sont très grandes, allongées et incurvées en forme de croissant très ouvert dont les pointes touchent la membrane du gamonte (fig. 21 (1) - Pl. XXXVIII fig. a). Les granulations et de



fins filaments chromatiques s'étirent tout au long du noyau. Il est difficile de relier ces figures à un stade connu d'une mitose classique.

De semblables images se retrouvent également chez le jeune gamonte de Myriosporides (Pl. XL fig. d).

Par la suite, les fuseaux deviennent plus nets et les chromosomes très colorables sont discernables : (fig. 21 (2-3) - Pl. XXXVIII fig. b). Les figures d'anaphase et de télophase sont courantes. Il semble qu'il y ait $n = 3$ chromosomes. Un nombre voisin semble caractériser également Myriosporides et Coelotropha vivieri. Certaines coupes montrent alors des noyaux en division en forme de corne très ramassée dont les pointes sont situées contre la membrane du gamonte (fig. 21 (2)). Sous chaque pointe est situé un lot de chromosomes; les deux lots sont réunis par des boucles plus ténues, et semblent en voie de séparation.

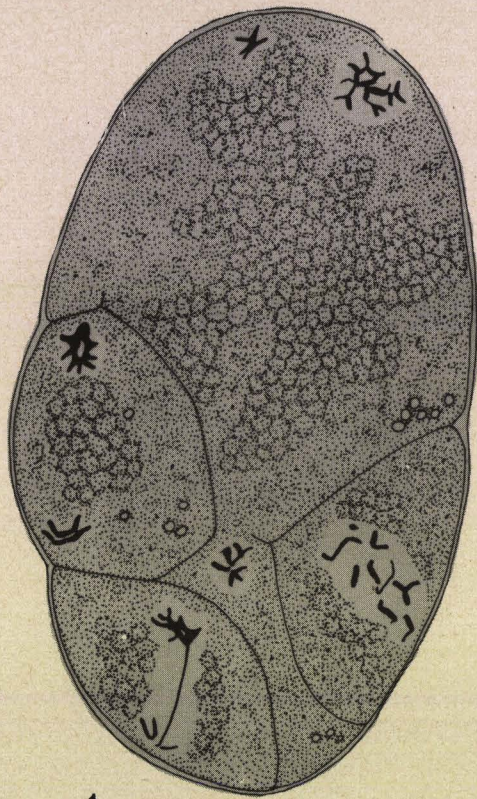
Les figures de repos deviennent de plus en plus nombreuses : les noyaux sont sphériques et la chromatine y dessine un réseau filamenteux. Les noyaux en guirlande périphérique terminent leurs divisions : ils sont de plus en plus petits, et leur chromatine de plus en plus colorable (fig. 21 (3) - Pl. XXXVIII fig. c).

Vers la fin, autour d'un cytoplasme spumeux, les noyaux sont représentés par des amas de chromatine très condensés en filaments épais et contourés qui évoquent souvent l'image de "pattes d'araignée" (fig. 21 (4) - Pl. XXXIX fig. a).

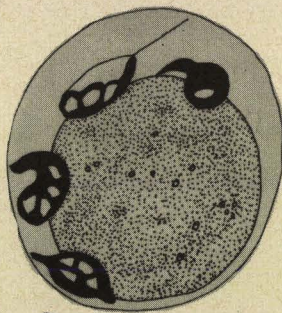
La condensation de la chromatine est encore plus grande, lorsque les noyaux émergent de la masse centrale dans des protubérances, superficielles (fig. 21 (5) - Pl. XXXIX fig. b). Celles-ci, qui sont les futurs gamètes, sont maintenant bien individualisés sous la membrane périphérique.

De telles images existent également chez Myriosporides (fig. 22 - Pl. XL fig. e) et Coelotropha vivieri (Pl. XL, figs a, b, c). Chez Myriosporides, il semble que le découpage en microgaméto blastes puisse isoler des masses uni ou pluri nucléées ; dans ces éléments, les divisions se poursuivent, mais infiniment moins nombreuses que chez Coelotropha.

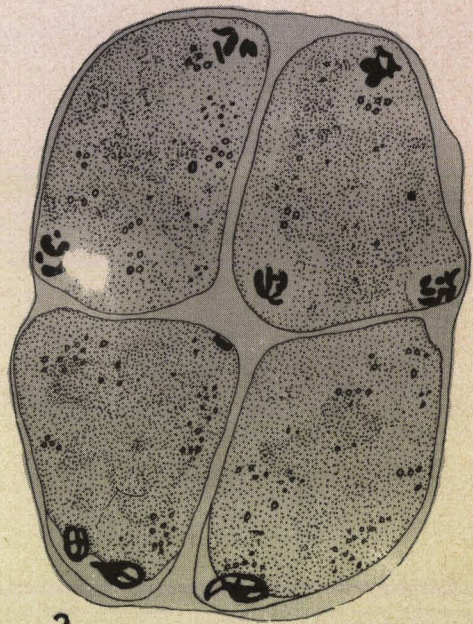
Les protubérances nucléées s'allongent, s'affinent, s'étranglent de plus en plus à la base. Dans le noyau aviculaire, la chromatine s'est rassemblée en un réseau épais où ne sont plus visibles que de rares fenêtres.



1



3



2

BUS
LIFE

Les flagelles sont peu visibles sur les coupes (Pl. XXXIX fig. d).

Chez Myriosporides, les noyaux sont plus allongés, un prolongement leur confère l'aspect d'une cornue (fig. 22 (3)).

Chez Coelotropha vivieri (Pl. XL fig. c) et Angeiocystis (Pl. XL fig. f), les noyaux sont très condensés en une masse compacte.

Microscopie électronique

Au microscope électronique, il est malaisé d'interpréter avec précision les phénomènes de gamétogenèse et de les distinguer des divisions de l'ookyste. En l'absence de références sur ce sujet les seuls critères utilisables sont peu sûrs : taille et nombre des noyaux, des inclusions, abondance du paraglycogène etc... Les images obtenues ne représentent que des aspects fugaces des Coccidies alors en transformations continues ; il est donc difficile de les ordonner chronologiquement.

C'est pourquoi nous avons choisi d'étudier seulement les dernières phases de la gamétogenèse mâle qui sont bien reconnaissables.

Le gamonte plurinucléé est toujours entouré, comme le trophozoïte, par une épaisse couche anhiste double, (Pl. XLI fig. a). Les contours de la Coccidie sont tourmentés, dessinant des cryptes moins nettes que chez le trophozoïte. La paroi elle même est hérissée d'écailles et de villosités (Pl. XLII). Les inclusions cytoplasmiques sont les mêmes que celles du gamonte femelle. Toutefois le gamonte mâle est nettement plus pauvre en paraglycogène, et, semble-t-il, plus riche en vacuoles lipidiques (Pl. XLI figs a, b).

Les noyaux, qui semblent en interphase sur les planches XLI et XLII sont entourés par une double membrane (Pl. XLII fig. b). Les techniques utilisées ne donnent qu'un très léger contraste à la substance chromatinienne ; quelques globules denses sont parsemés dans le suc nucléaire (Pl. XLI fig. a).

D'autres images intéressent les noyaux en division (Pls XLIII, XLIV, XLV). Ils sont alors disposés à la périphérie du gamonte et leur forme en croissant rappelle leur aspect en microscopie optique (fig. 21 (1-2)). Tous les noyaux de tous les stades observés étaient entourés d'une membrane. L'aspect du suc nucléaire est le même qu'au stade précédent. Entre chaque croissant s'étendent des plages riches en polyribosomes (Pl. XLIII fig. a).

Les micropores sont toujours présents ; ils semblent localisés en des points particuliers, entre les "cornes" des noyaux en croissant (Pl. XLIV fig. a). Une même coupe en montre le plus souvent trois à cinq groupés en ces endroits (Pl. XLV fig. a).

On observe fréquemment des structures centriolaires. Celles que nous avons pu voir étaient toujours situées dans le voisinage de la région médiane du noyau et non aux extrémités de la figure de division (Pl. XLIV figs a, b).

Dans l'épaisseur de la couche anhiste complexe s'intercalent des lits de vésicules limitées par une membrane élémentaire (Pl. XLIV fig. b - Pl. XLV fig. b).

Cette couche anhiste n'existe plus autour du gamonte plus âgé dans lequel les gamètes sont déjà bien formés (Pl. XLVI). C'est qu'à ce stade l'exuviation a eu lieu, entraînant l'épaisse couche superficielle, (voir Pl. LV fig. d). Le gamonte mâle n'est donc plus entouré que d'une fine paroi qui ne fera guère obstacle à la pression des gamètes lorsque ceux-ci seront achevés (Pl. XLVI).

Les noyaux font saillie à la périphérie dans des protubérances qui ne sont autres que les futurs gamètes (comparer la planche XLVI avec la planche XXXIX fig. c). Les techniques utilisées (fixation au formol acroléine) mettent bien en évidence le réseau dense de la chromatine (Pl. XLVI à L). Celle-ci a un aspect alvéolé déjà observé en microscopie optique (fig. 21). Une double membrane entoure chaque noyau (Pl. XLVI, Pl. XLVII fig. a, Pl. XLVIII figs a, b).

Chaque futur gamète est limité vers l'extérieur par une paroi double : une membrane externe (me) très dense qui enveloppe également les flagelles (Pl. XLVII figs a, b) et l'ensemble de la masse cytoplasmique, et une membrane interne (mi) plus discrète qui paraît s'interrompre entre les pédoncules des gamètes (Pl. XLVII fig. b - Pl. XLVIII fig. a - flèches courbes), et à la naissance des flagelles (Pl. XLVII fig. b - Pl. IL figs a, b).

Des micropores très nets sont reconnaissables sur le flanc des gamètes eux mêmes (Pl. XLVIII fig. a - Pl. IL fig. c).

Sous les gamètes, -à l'endroit du pédoncule d'insertion- s'étale une couche d'éléments tubulaires contournés et de vésicules (v) (Pl. XLVI). Ces éléments serviront probablement à former la constriction qui libérera le gamète.

A chaque noyau est associée une grosse mitochondrie à matrice claire sur nos images et tubules courts (Pl. XLVI, Pl. XLVII fig. a, Pl. IL figs a, b). De petites excroissances (t) sur les gamètes renferment des microtubules (Pl. XLVIII fig. a - Pl. IL fig. a).

La structure des flagelles est classique : neuf doublets autour d'un doublet central sont gainés par la membrane externe dense (me) du gamète (Pl. XLVII figs a, b - Pl. IL figs a, b). Les 2 flagelles naissent sur des cinétosomes orthogonaux (Pl. XLVIII fig. a - Pl. IL figs a, b).

On observe à la base de ceux-ci une baguette centrale longitudinale (Pl. XLVII fig. b - Pl. XLVIII fig. a - Pl. IL fig. b - Pl. L fig. a). Certaines incidences de coupes montrent des formations denses qui pourraient représenter des "massules" (Pl. XLVIII fig. b - Pl. L fig. b). Parfois les images montrent des éléments fibrillaires externes, perpendiculaires à la coupe longitudinale du cinétosome. Une cloison semble marquer la limite entre le flagelle et sa racine (Pl. XLVII fig. b - Pl. IL fig. a).

Un élément rectiligne ou en forme de croissant sur les coupes, existe près de l'un au moins des cinétosomes (Pl. IL figs a, b).

Entre les deux flagelles s'allonge une formation dense où l'on peut reconnaître des éléments allongés et d'autres granuleux (Pe) (Pl. XLVII fig. b - Pl. IL figs a, b). Cette formation est peut être à l'origine de l'organite supposé "perforateur" chez le gamète mâle mûr.

Le gamète libéré :

Enfin nous avons pu observer les gamètes mâles libérés, surpris par la fixation pendant leurs évolutions dans le liquide coelomique.

Le corps du microgamète est limité par une fine membrane (mi) ; une membrane externe à double feuillet, très dense, (me) entoure le corps et les flagelles. Nous n'avons pas observé de micropore sur nos coupes.

La plus grande partie du volume est occupée par le noyau (Pl. LI fig. b). Celui-ci est entouré par une double membrane ; son contenu est hétérogène et comprend des zones peu denses, d'autres de densité moyenne et des croûtes plus opaques aux électrons collées contre la membrane nucléaire (Pl. LII figs b, d). On peut observer aussi des formations tubulaires attachées au feuillet

interne de cette membrane (Pl. LII fig. d).

Les flagelles ont la structure habituelle : 9 paires de fibrilles périphériques entourent une paire centrale (Pl. LI figs a, b).

Nous n'avons pas à ce stade retrouvé la structure du cinétosome telle qu'elle existe au stade précédent, mais nous n'avons pu étudier qu'un très petit nombre de sections de microgamètes.

Il semble que les flagelles "cheminent" longuement à l'intérieur du corps du gamète avant d'en émerger (Pl. LI fig. a - Pl. LII fig. b). Entre les racines des deux flagelles s'allonge un organite complexe, d'apparence rigide. Il s'agit de baguettes gainées par une formation qui présente une excroissance dans sa partie supérieure. De petites vésicules à paroi dense sont alignées le long de ce système que nous supposons "perforateur" (Pl. LI fig. b). Par sa position il rappelle le "pied adhésif" observé sur le gamète mâle vivant, entre les flagelles, et qui lui permet de se fixer sur le gamète femelle (Pl. LI figs c, d).

De nombreuses fibrilles tubulaires semblent attachées à la face interne de la membrane (mi) de la paroi (Pl. LI fig. b - Pl. LII fig. b, e).

La mitochondrie est relativement grosse et elle diffère notablement des mitochondries de tous les autres stades. En effet au lieu de posséder d'assez rares et courtes crêtes en ampoules, elle renferme de très nombreuses et longues crêtes tubulaires dans une matrice assez dense ; ces crêtes sont parfois branchues ou par endroits enroulées concentriquement (Pl. LII fig. e).

Le cytoplasme très peu dense semble pauvre en ribosomes. On y peut observer quelques vacuoles claires entourées d'une fine membrane (Pl. LI figs a, b). Certaines sont partiellement remplies d'une substance d'aspect lipidique. Occasionnellement nous avons pu remarquer un petit grain de paraglycogène.

Des microtubules (t) sont également présents dans le cytoplasme (Pl. LI fig. a).

Enfin près du noyau s'étale au moins une vacuole plurilobée au contenu floconneux brodée par une paroi double, entre les feuilletts de laquelle se trouve une substance dense (V) (Pl. LI fig. a). D'après certaines images, il ne semblerait pas impossible que cette vacuole soit en rapport avec le

dispositif perforateur.

Nous avons remarqué sur nos préparations des coupes d'un élément que nous croyons être le reliquat cytoplasmique du gamète mâle. Cette supposition est basée sur le fait que cet élément semble anucléé et situé dans le voisinage des gamètes libérés (Pl. LIII).

Ce corps est limité par une simple membrane. Des grains de paraglycogène de petite taille sont groupés en amas.

Les nombreuses vacuoles globuleuses apparemment "vides", entourées le plus souvent d'une fine membrane (quelquefois doublée à l'extérieur par une lame du réticulum), voisinent avec des éléments sphériques plus petits remplis de granulations denses. D'autres vacuoles sont d'un gris homogène sur les photographies.

On peut observer de rares petits empilements pouvant rappeler des dictyosomes ; il est par contre impossible de découvrir une mitochondrie.

L'inclusion la plus caractéristique de ces éléments est constituée par l'accumulation en certains points de membranes ergastoplasmiques (Pl. LIII).

4 - L'ookyste, les sporoblastes et les sporozoïtes

a - La fécondation

Le déroulement des phénomènes cytologiques de la fécondation, tels que nous avons pu les suivre en microscopie optique principalement chez Coelotropha durchoni est le suivant :

Lorsque un gamète mâle a pénétré dans un gamète femelle le noyau de celui-ci se rapproche de cet endroit et allonge une sorte de "bec" vers l'amas de chromatine mâle (Pl. LIV fig. a).

Le noyau ayant ainsi en quelque sorte "capté" le matériel nucléaire mâle s'étire en une figure décrite de nombreuses fois sous le nom de "fuseau de fécondation" (Pl. LIV fig. b). Dans ce fuseau se réalise probablement l'appariement des chromosomes mâles et femelles. Le noyau diploïde se condense alors à nouveau vers la périphérie et bientôt y apparaît la première figure de la méiose.

Les figures observées sur les coupes histologiques ont été ainsi ordonnées d'après la succession des phénomènes étudiés sur le vivant.

Un gamète femelle de Coelotropha durchoni qui vient d'être fécondé montre sur les coupes un cytoplasme très dense, riche en paraglycogène. Son noyau s'est allongé jusqu'à toucher la paroi. Il renferme un très petit nucléole peu colorable ; des traînées rectilignes traversent le nucléoplasme jusqu'à un amas de filaments chromatiniens situé près de la paroi, qui représente probablement le matériel nucléaire mâle ; dans cette pointe du noyau on observe souvent une plage homogène dense.

Là où le noyau touche la surface du gamète, celle-ci est déprimée, décollée de la paroi (Pl. LIV fig. a).

Des images très comparables s'observent chez Angeiocystis (Pl. LVI fig. d) ou chez Coelotropha vivieri (fig. 23 (1) - Pl. LVI fig. f). Chez cette dernière espèce la zone de pénétration du gamète mâle est marquée par une protubérance importante formée d'un matériel dense et homogène.

Puis le noyau s'allonge en forme de fuseau qui traverse obliquement tout l'ookyste. De longs filaments s'étirent d'une extrémité à l'autre ; le nucléoplasme est parsemé de petits nucléoles peu colorables (Pl. LIV fig. b).

Lorsque le noyau se recondense la première division commence (Pl. LIV figs c, d). Les chromosomes sont bien individualisés, courts et très colorables. La première division montre des figures métaphasiques remarquables, chez Coelotropha durchoni, où il est possible de remarquer que $n = 3$.

La surface de l'ookyste est ornée d'un réseau argyrophile en polygones aux côtés rectilignes et dont les angles sont tronqués par des éléments triangulaires ou annulaires. Ces figures sont visibles sur toute la paroi au-delà même de la masse cytoplasmique alors rétractée (Pl. LIV fig. f).

Malheureusement dès la fécondation l'ookyste devient si imperméable à la fixation qu'il est pratiquement impossible avec nos techniques d'en obtenir une image correcte en microscopie électronique.

b - La formation des sporoblastes et des sporozoïtes

Microscopie optique

Les divisions suivantes ont lieu à la périphérie de l'ookyste ; on peut observer des figures anaphasiques ainsi que des noyaux

à chromatine réticulée visiblement au repos. On rencontre des figures analogues chez Myriosporides (Pl. LVI fig. g) ou Coelotropha vivieri (Pl. LVI fig. g) chez qui les figures de noyaux interphasiques sont particulièrement grandes et belles (fig. 23 (2, 3, 4, 5)).

Nous avons aussi observé des noyaux au repos, très condensés, dans l'ookyste de Defretinella.

Chez Angeiocystis, il n'intervient que deux divisions dans l'ookyste, conduisant à la formation de quatre noyaux (Pl. LVI, LVII fig. e).

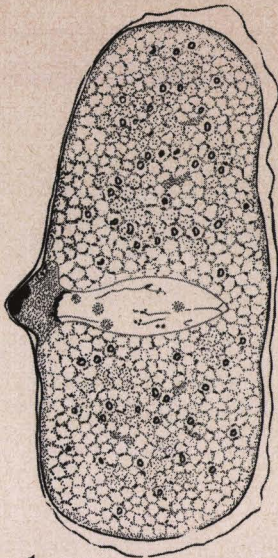
Après un nombre de divisions nucléaires -variable selon les espèces et selon la taille des ookystes- la masse cytoplasmique se découpe en sporoblastes uninucléés. Dans ceux-ci, les divisions vont se poursuivre.

BRASIL déplore de n'avoir pas pu suivre avec précision la genèse des sporozoïtes d'Angeiocystis car l'imperméabilité de la coupe des sporocystes ne lui permettait pas une fixation suffisante. Nous avons éprouvé les mêmes difficultés. Chez les autres espèces que nous avons étudiées nous avons parfois eu un peu plus de chance.

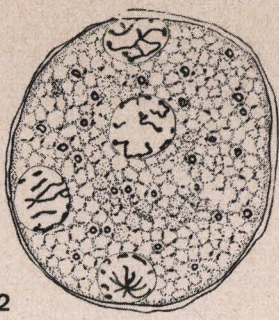
Le sporoblaste nouvellement formé de Coelotropha durchoni a un cytoplasme dense dans lequel on observe une trame à mailles hexagonales probablement due à la coagulation par le fixateur des protéines autour des inclusions figurées (grains de paraglycogène par exemple). Ceux-ci apparaissent nettement après la coloration au P.A.S. ou au P.A.S. dimédon ; des éléments très réfringents sont visibles sur toutes les préparations. Le bleu alcian fait apparaître des granulations bleues dans tout le cytoplasme (Pl. LV fig. a).

Le noyau, encore unique renferme un fin réseau de chromatine. On ne peut encore distinguer de membrane autour du sporoblaste. Mais la réaction au P.A.S. met en évidence des calottes rouges intimement accolées à la masse cytoplasmique. Ces calottes apparaissent encore plus nettement sur le fond pâle après qu'un séjour dans la salive ait fait disparaître la coloration du paraglycogène.

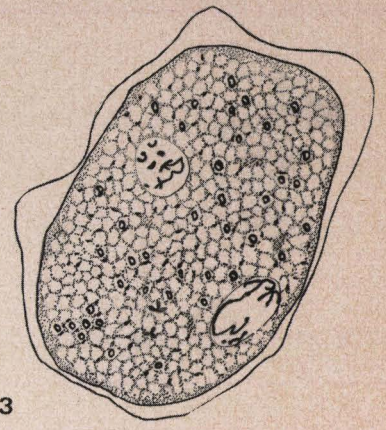
Les divisions nucléaires semblent se succéder rapidement ; il n'est pas possible de repérer des figures mitotiques classiques ; les noyaux apparaissent comme des formations étoilées reliées par des prolongements granuleux. Ils sont disposés surtout à la périphérie. Maintenant une membrane très nette



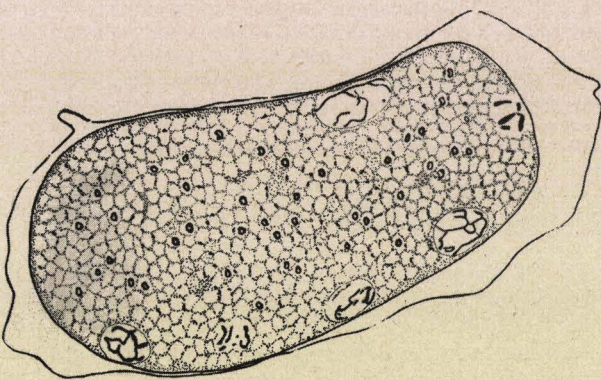
1



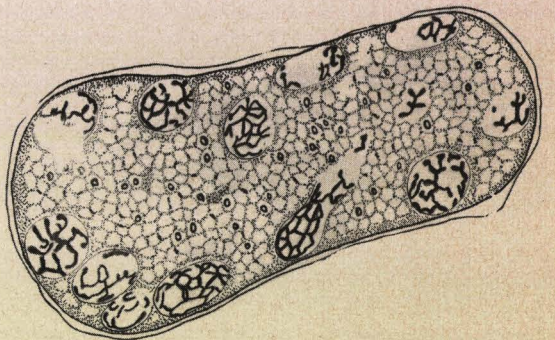
2



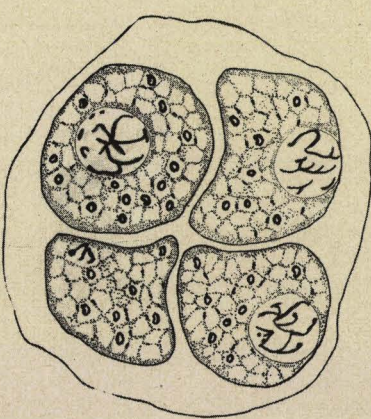
3



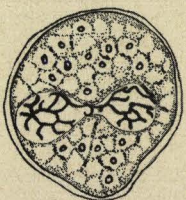
4



5



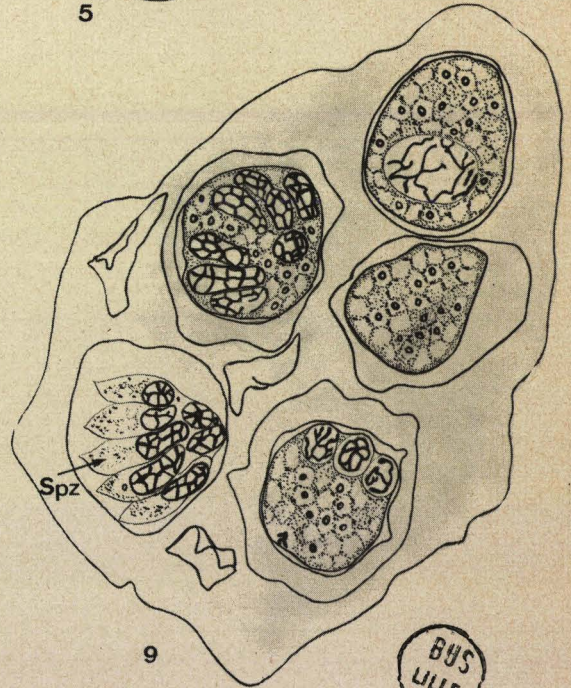
6



7



8



9

BUS
LILLE

s'est décollée de la masse cytoplasmique ; une autre membrane semble accolée au cytoplasme. Ces membranes présentent les mêmes affinités de coloration que les calottes périphériques du stade précédent.

Les noyaux s'allongent, bientôt ils sont prolongés d'un côté par d'étroites bandes où l'on reconnaît la forme des futurs sporozoïtes ; ces bandes ne sont pas colorées par le P.A.S. ; au contraire, cette technique colore intensément la masse indivise centrale. Cette masse est destinée à se réduire jusqu'à devenir un petit reliquat cytoplasmique. Dans ce petit reliquat, les inclusions colorables par le bleu alcian se rassemblent en une masse granuleuse (Pl. LV fig. b).

A présent deux membranes sont décollées à la périphérie. Les sporozoïtes achevés sont rangés dans le même sens : leur noyau à chromatine compacte est situé près du reliquat cytoplasmique. Contre le noyau existe une plage moitié moins grande, colorable par le carmin de Best.

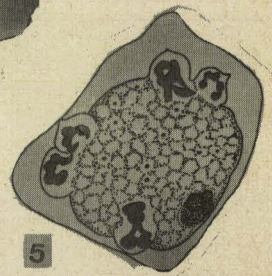
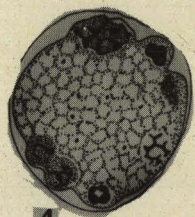
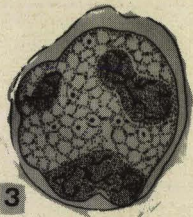
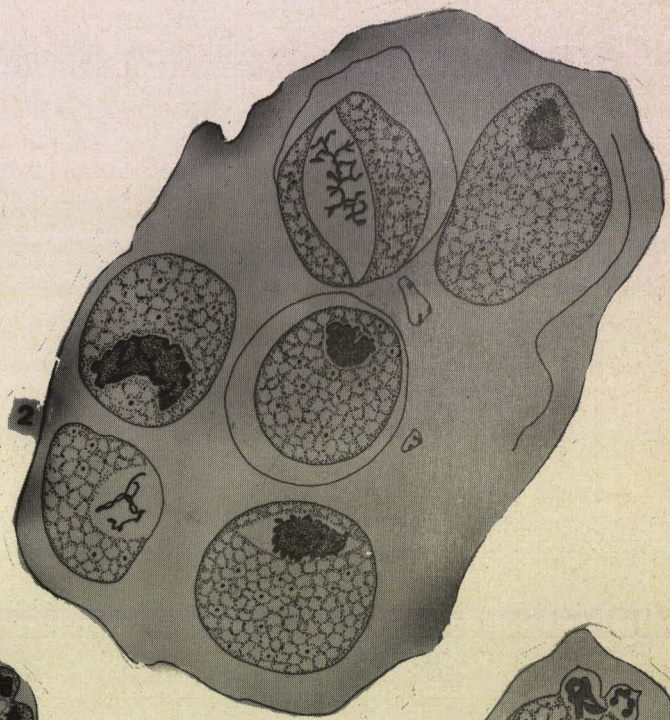
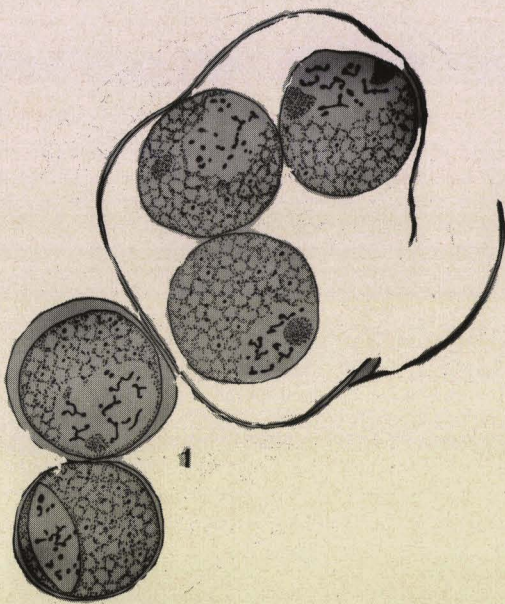
Chez Coelotropha vivieri, les noyaux des sporoblastes sont très beaux. Dans le grand noyau unique du jeune sporoblaste, la chromatine s'étale en un réseau (fig. 3 (6)). Une membrane entoure la masse cytoplasmique. Comme chez Coelotropha durchoni, elle se décollera de plus en plus au cours de l'évolution.

Il est possible chez cette espèce d'observer au début des figures de division. Celles-ci montrent parfois des stades assimilables à une télophase (fig. 23 (7)). Les autres divisions ressemblent à celles de Coelotropha durchoni (fig. 23 (7, 8)). Finalement, les noyaux globuleux à chromatine réticulée sont serrés à la périphérie. Lorsqu'ils s'allongent leur chromatine prend l'aspect caractéristique du sporozoïte chez les espèces que nous avons pu étudier : elle se dispose en un réseau polygonal, particulièrement net chez cette espèce (fig. 24 (8)).

Des expansions foliacées relativement larges coiffent les noyaux et les sporozoïtes s'individualisent.

La formation des sporozoïtes est comparable chez Myriosporides (Pl. LVI figs b, c).

Chez Defretinella, (fig. 24) les noyaux des sporoblastes sont aussi très beaux. Dans le noyau originel, la chromatine est dispersée en un réseau



BUS
LIFE

granuleux. Lors de la première division, le noyau s'allonge en forme de fuseau tandis que les chromosomes forment un peloton complexe. Certaines images montrent des chromosomes en torsade.

Les membranes du sporocyste semblent évoluer de la même façon que chez les autres espèces. Dans le cytoplasme, existent des plages amorphes, homogènes, de nature indéterminée, correspondant peut être au "cristalloïde" observé en microscopie électronique (voir Pl. LXVIII fig. d). Lors des divisions suivantes, les noyaux prennent des formes en croissant et la chromatine y forme des masses compactes, peu lisibles. Puis les noyaux pénètrent dans des protubérances hémisphériques surmontées d'une petite pointe. La chromatine est alors ramassée le plus souvent sous la forme de chapelet (fig. 24).

Microscopie électronique

Au microscope électronique, nous avons pu observer quelques stades d'évolution des sporoblastes, chez Coelotropha durchoni et Angeiocystis audouiniaie. Mais nous avons pu nous apercevoir que si la membrane du sporocyste se laisse assez bien traverser par le fixateur dans les premiers stades, elle devient vite imperméable et s'oppose à l'étude de la fin des phénomènes. Cet inconvénient, déjà ressenti par plusieurs auteurs pour les fixations en microscopie optique, est encore plus sensible dans ce cas.

- L'enveloppe du sporoblaste

Dès leur formation, les sporoblastes de Coelotropha durchoni sont entourés d'une très fine membrane (Pl. LVII figs a, b). La séparation entre les sporoblastes semble se faire par la confluence de vésicules alignées entre les futurs cytomères (Pl. LVII figs a, b). Certaines masses sont encore plurinucléées.

La paroi kystique est alors relativement mince, formée de deux ou trois membranes classiques. Mais son aspect varie selon les endroits (Pl. LVII fig. c).

Dans l'espace libre entre les sporoblastes en formation et la paroi kystique existe une substance légère, claire, floconneuse ou granuleuse par endroits et de nombreux éléments membranaires. Parfois on y rencontre une mitochondrie abandonnée ou de petites boules de cytoplasme avec des inclusions diverses, issues d'un découpage malheureux.

Au début une simple membrane entoure le sporoblaste ; elle est rapidement doublée par une deuxième et une troisième (Pl. LVIII figs a, b - Pl. LIX fig. a).

Les micropores sont présents dans cette paroi, quelquefois groupés en certains endroits (Pl. LVIII figs b, c).

En quelques points de la périphérie, apparaissent des bourrelets légèrement striés à la base, constitués d'une substance granuleuse dense. Ils rappellent les "calottes" colorables au P.A.S. observées en microscopie optique. Cette substance s'étend de chaque côté et semble s'insinuer sous la paroi (Pl. LXII fig. a).

Des formations très semblables existent aussi chez Angeiocystis (Pl. LXII fig. b).

Plus tard encore la paroi du sporocyste devient complexe (Pl. LXIII) : emprisonnée entre 2 membranes recouvrant le cytoplasme et deux autres membranes périphériques, s'étale une épaisse couche (0,3 μ environ) peu dense et granuleuse après fixation glutaraldéhyde-osmique (Pl. LXIII fig. a) et hétérogène après fixation au formol acroléine (Pl. LXIII fig. b).

Puis la paroi se complique encore (Pl. LXIV) : une croûte basale dense, épaisse d'environ 0,1 μ montre une striation périodique très nette, de période environ 300 Å (Pl. LXIV fig. b). Un espace régulier la sépare d'une fine zone très dense qui constitue la base d'une couche 5 à 10 fois plus épaisse que la couche striée et dont la substance floconneuse rappelle certaines images de mucopolysaccharides ; elle est ondulée et limitée vers l'extérieur par deux membranes accolées (Pl. LXIV fig. a - Pl. LXV fig. c).

Une pareille protection explique aisément les difficultés de pénétration des fixateurs.

Nous avons pu observer des micropores en coupe transversale mais ne pouvons préciser leurs rapports avec une paroi aussi complexe (Pl. LXV fig. d).

En deux points diamétralement opposés la paroi du sporoblaste présente une différenciation particulière (Pl. LXV).

En ces points la couche striée est légèrement plus épaisse et soulevée en un petit dôme (Pl. LXV fig. c) ; de plus, elle est transpercée par une baguette tubulaire qui s'enfonce quelque peu dans le cytoplasme où elle est

peut être en rapport avec une formation annulaire à double membrane. Vers l'extérieur, dans l'axe de la baguette, et sans doute dans son prolongement, un court bâtonnet pénètre dans une boutonnière ménagée dans la couche dense qui constitue la base de la couche externe épaisse. Une formation dense en forme de champignon plus ou moins étalé dans la couche externe floconneuse surmonte le tout (Pl. LXV figs b, c).

Le fait que cette formation se retrouve aux deux pôles du sporoblaste (Pl. LXV fig. d) prouve qu'il s'agit de sections d'un ornement peut-être annulaire ou au moins en arceau. Cette constatation permet de faire le rapprochement avec la ligne équatoriale dense que l'on met en évidence autour des sporoblastes par l'imprégnation argentique (Pl. LXV fig. a). Il nous semble probable que cette ligne ainsi matérialisée soit celle selon laquelle le sporoblaste s'ouvrira à maturité, autrement dit la ligne de déhiscence. La structure fine de cette formation semble en accord avec cette hypothèse et la baguette qui traverse la couche striée doit permettre la rupture de celle-ci. Un peu plus tard dans l'évolution la croûte floconneuse supérieure se décolle de l'ensemble et il ne reste de la formation en champignon qu'une interruption de la couche striée où s'affrontent deux bourrelets.

- Les noyaux

Le noyau du jeune sporoblaste possède une double membrane dilatée par endroits ; des traînées plus denses de chromatine sont visibles (Pl. LVIII fig. d - Pl. LIX fig. a) ; certaines sont attachées au feuillet interne de la membrane nucléaire.

Il n'a pas été possible de suivre avec précision les divisions nucléaires. Nous n'avons pu faire que quelques observations. Tout d'abord tous les noyaux que nous avons pu rencontrer possédaient une membrane classique percée de pores (Pl. LXVI fig. d).

Dans plusieurs cas, nous avons pu remarquer l'existence d'un fuseau extranucléaire (Pl. LXVI figs a, b). Comme chez le gamonte mâle le centriole semble comporter un élément central (Pl. LXVI fig. c).

- Les inclusions cytoplasmiques

Une vue d'ensemble est donnée par une photographie à faible grossissement : où la répartition des éléments apparaît nettement (Pl. LVI fig. c). L'espace clair autour des sporoblastes est un artéfact dû à un décollement de la coupe.

Les membranes ergastoplasmiques sont abondantes ; elles ceignent parfois les vacuoles lipidiques et les grains de paraglycogène. Elles sont souvent empilées près de la membrane nucléaire, avec laquelle elles contractent des rapports, et à la périphérie du sporoblaste ; certaines longent la paroi externe (Pl. LVII fig. d - Pl. LIX fig. a).

Certaines des mitochondries ressemblent à celles du trophozoïte ; d'autres sont le siège d'importants remaniements. La constance de ceux-ci, et le fait que les mitochondries voisines ne soient pas altérées semblent éliminer la possibilité d'artéfacts.

Les mitochondries se gonflent, se creusent de vacuoles cependant que subsistent les courtes crêtes ampullaires (Pl. LX fig. a - Pl. LXI fig. a). Parfois apparaissent dans la matrice hypertrophiée et floconneuse des éléments membranaires contournés (Pl. LXI fig. a). Certaines figures sont très complexes, telle celle où l'on peut voir, enroulée autour d'une vacuole à multiples membranes une longue mitochondrie à matrice assez dense bourgeonner des éléments périphériques à matrice peu dense, aux crêtes parfois allongées en tubules démesurés (Pl. LXI fig. b).

Des petits dictyosomes épars sont en relation avec l'ergastoplasme.

Parfois on peut observer une zone de très nombreuses petites sphères, que nous retrouvons tout au long de l'évolution (Pl. LVII fig. a). Certaines coupes permettent de distinguer une limite périphérique et leur aspect n'est pas sans rappeler celui de virus (Pl. LXVII).

A côté des grains de paraglycogène, de structure classique, existent des inclusions lipidiques subsphériques (Pl. LVIII figs b, d), souvent entourées d'éléments du réticulum.

Les vacuoles, de plusieurs types, sont relativement petites et ne dépassent que rarement en taille les grains de paraglycogène (Pl. LVII fig. c).

Les unes (V), entourées d'une membrane simple ont un contenu peu dense, apparemment "vide" sur les coupes (Pl. LVIII figs b, d - Pl. LX fig. a - Pl. LXIII fig. a).

D'autres évoquent les vacuoles (Va) du trophozoïte (voir Pl. XXXVI fig. a). Elles renferment une substance de densité moyenne dans une enveloppe formée de plusieurs membranes élémentaires (Pl. LIX fig. a - Pl. LX figs a, b).

D'autres inclusions (dont les dimensions sont de l'ordre de celles du paraglycogène) sont constituées par des globules subsphériques limités par une membrane élémentaire. Les uns ont un contenu très dense, finement granuleux (Pl. LIX fig. a - Pl. LXI fig. b) ; les autres renferment des éléments sphériques, de densité variable (Pl. LVIII fig. d - Pl. LXIII fig. b). Peut être s'agit-il d'aspects successifs d'un même type d'inclusion.

- La formation des sporozoïtes (Pl. LXVIII et LXIX)

Vers la fin de leurs divisions les noyaux sont de forme ramassée (Pl. LXVIII). La chromatine y dessine un réseau extrêmement dense.

Cà et là, dans la masse cytoplasmique et surtout en surface s'ébauchent les structures des futurs sporozoïtes dans des zones partiellement isolées par des membranes (Pl. LXVII). C'est ainsi que l'on peut voir se former dans le cytoplasme de petites ogives où l'on reconnaît des sections denses de tubules contournés antérieurs. Au sommet de ces ogives, on observe des formations annulaires denses d'où partent de nombreuses fibres longitudinales (Pl. LXVIII).

La répartition du matériel nucléaire dans les sporozoïtes n'a pas pu être suivie. Nous avons pu constater que les futurs sporozoïtes héritent d'une petite plage d'éléments granuleux. Lorsque les sporozoïtes seront terminés ces éléments se trouveront rassemblés en zones circulaires sur les coupes et arrangés en un réseau régulier (Pl. LXVIII fig. d) : c'est le "cristalloïde", dont le rôle est encore inconnu.

Des stades un peu plus avancés de la formation des sporozoïtes ont pu être observés chez Angeiocystis (Pl. LXIX). Certaines coupes montrent nettement la structure du sporozoïte allongé, entouré de deux enveloppes (Pl. LXIX fig. b). Vers l'avant on reconnaît en plus des sections assez nombreuses de tubules contournés, deux inclusions denses (P.O) en forme de sac qui seraient peut-être l'homologue des "paired organelles" de certains auteurs (Pl. LXXII fig. b).

Des mitochondries, des vacuoles, de rares grains de paraglycogène sont visibles dans le cytoplasme. D'épaisses fibrilles tubulaires sont décelables sous certaines incidences de coupes. Le sporozoïte d'Angeiocystis contient également un cristalloïde.

B - DISCUSSION

1 - Les stades intracellulaires

Nous n'évoquerons ici que les éléments propres aux stades intracellulaires. Certains problèmes, communs à plusieurs stades, comme les organites cytoplasmiques, les inclusions, feront l'objet de remarques dans les chapitres suivants.

Il est intéressant de constater que, quel que soit leur mode de vie ultérieur, les premiers stades d'évolution des Coccidies de Polychètes sont -chaque fois que nous avons pu les étudier- intracellulaires.

La structure fine de ces stades montre une indéniable parenté avec celle des stades comparables (sporozoïtes et mérozoïtes) des autres Sporozoaires.

C'est ainsi que nous avons pu comparer nos parasites avec les espèces suivantes :

- Grégarines [⌘]

Sporozoïte de <u>Stylocephalus</u>	DESPORTES	1967
Schizozoïte de <u>Selenidium</u>	SCHREVEL	1968

- Coccidies

Sporozoïte de <u>Eucoccidium</u>	BARDELE	1966
Merozoïte d' <u>Isospora</u>	SCHMIDT	1967
<u>Lankesterella</u>	GARNHAM	1962
	STEBBENS	1966
Mérozoïte d' <u>Eimeria</u>	CHEISSIN	1965
	SCHOLTYSECK	1965
	SCHEFFIELD	1966
	COLLEY	1968

[⌘] Dans un souci de simplification nous n'avons cité que l'auteur principal de chaque travail et n'avons évoqué que les résultats les plus récents. De même nous rassemblerons sous le nom de "germe infectieux" les sporozoïtes et les mérozoïtes.

Sporozoïte d' <u>Eimeria</u>	COLLEY	1967
Merozoïte de <u>Plasmodium</u>	AIKAWA	1966
	HEPLER	1966
Sporozoïte de <u>Plasmodium</u>	GARNHAM	1960-1966
	VANDENBERG	1967
- Autres groupes		
Toxoplasmes	GUSTAFSON	1954
et Sarcosporidies	LUDVIK	1956-1963
	SCHOLTYSECK	1965
	SENAUD	1967
<u>Besnoïtia</u>	SCHEFFIELD	1966
<u>Theileria</u>	BUTTNER	1967
<u>Babesia</u>	FRIEDHOFF	1968

Tous ces parasites se présentent comme des individus presque toujours allongés et arqués. Ils possèdent une extrémité antérieure différenciée en un mucron orné "d'anneaux apicaux", dans lequel on observe chez beaucoup d'espèces, une formation en tronc de cône : le "conoïde". Autour du "conoïde" existe une sorte de collier où s'attachent des fibres tubulaires qui courent longitudinalement sous la paroi.

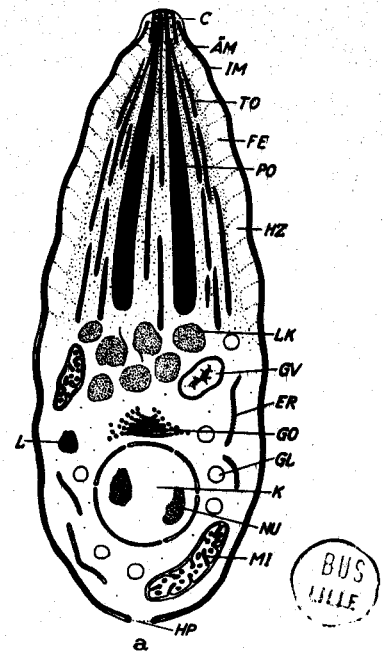
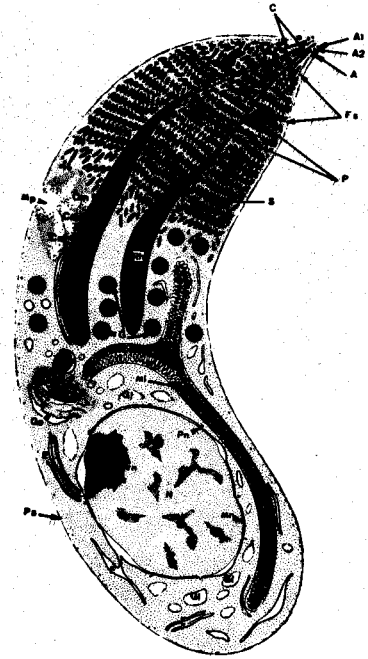
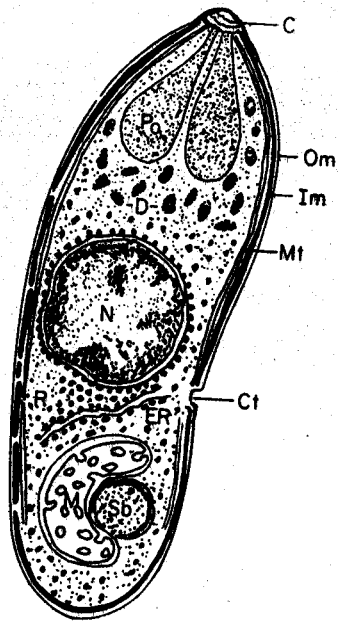
Cette paroi est formée généralement de deux couches. La plus externe, souvent plus mince, est une membrane du type "unit membrane". La plus interne, plus épaisse, a la plupart du temps une structure mal définie.

La paroi s'invagine en un endroit pour former le micropore.

La partie antérieure contient des organites en massue qui déboucheraient dans le conoïde et des éléments qui forment en coupe de très nombreuses sections denses, ovales ou circulaires.

Le noyau est en général déporté vers la partie postérieure. Il a une membrane percée de pores.

L'appareil de Golgi est souvent représenté par un unique dictyosome situé à l'avant du noyau. Les autres organites cytoplasmiques d'une cellule existent dans le cytoplasme.



BUS
LILLE

Si l'on compare le schéma de la structure de Myriosporides (fig. 16), de Coelotropha (fig. 18) à celui de Toxoplasma, d'Eimeria ou de Plasmodium (fig. 25), on constate qu'ils peuvent tous répondre, à quelques légères variations près, à cette description.

- La paroi

Ainsi que nous l'avons vu la paroi du germe infectieux est souvent décrite double. Nous l'avons vue triple chez nos trois espèces.

La membrane élémentaire externe a une épaisseur de 70 Å chez Myriosporides, chiffre du même ordre de grandeur que celui trouvé chez Isospora (80 Å) (SCHMIDT 1967), Plasmodium berghei (75 Å) (VANDENBERG 1967), Sarcocystis (80-120 Å) (SENAUD 1967), Besnoitia (90 Å) (SCHEFFIELD 1966).

La membrane externe est presque toujours la plus mince. Toutefois c'est la plus épaisse chez Coelotropha (150 Å) comme chez Eimeria nieschulzi (150 Å) (COLLEY 1967) tout en présentant la structure d'une "unit membrane".

La couche interne est quelquefois décrite elle aussi comme une membrane ; ainsi il y a une membrane interne de 50 Å chez Eimeria nieschulzi (COLLEY 1967) de 150 Å chez Plasmodium berghei (VANDENBERG 1967) et chez Besnoitia (SHEFFIELD 1966) mais le plus souvent sa structure est peu nette. Chez Sarcocystis SENAUD (1966) observe une "strate granulofibrillaire" de 100-150 Å.

Nous avons pu voir que la couche interne de la paroi de Myriosporides, épaisse, est en fait constituée par l'accolement de deux membranes élémentaires. La paroi est donc bien formée de trois membranes élémentaires.

Trois membranes existent aussi chez Coelotropha, mais les deux membranes internes sont distinctes ; c'est aussi le cas pour les schizozoïtes de Selenidium (SCHREVEL 1968).

Un intéressant travail de AIKAWA (1967) a permis de montrer, en coloration négative que la couche interne de la paroi de Plasmodium présente l'aspect d'un "labyrinthe", ce qui explique l'aspect discontinu de cette couche en coupe.

- Le micropore

Nous ne nous attarderons pas ici sur la structure et le rôle possible du micropore qui seront évoqués à propos du trophozoïte.

Toutefois il convient de signaler qu'il est de plus en plus considéré comme un ultracytostome depuis que AIKAWA et Al. (1966) ont observé à son niveau des phénomènes de phagocytose chez les trophozoïtes érythrocytaires de Plasmodium. AIKAWA (1966) pense que le micropore ne serait pas fonctionnel chez le mérozoïte.

Pourtant SENAUD (1967) observe des canaux ramifiés connectés au micropore, et SCHOLTYSECK (1968) note la formation de vacuoles au niveau de cet organite chez le sporozoïte d'Eimeria tenella.

Le micropore a été décrit pour la première fois en 1961 par GARNHAM sous le nom de "micropyle" chez les sporozoïtes de Plasmodium. Cet auteur avait émis l'hypothèse que le micropyle pouvait être le point d'émergence du sporoplasme gêné dans son expansion lors du passage à la forme végétative. D'autres noms ont été proposés pour cet organite : micropore (VIVIER HENNERE 1965), ultracytostome (CHEISSIN et SNIGIREVSKAJA 1965), cytostome (AIKAWA et plusieurs autres auteurs). Le terme de "cytostome" présente l'inconvénient de sous-entendre une fonction qui n'est évidente que dans quelques cas ; celui de "micropyle" a par ailleurs une autre signification dans le vocabulaire concernant les Coccidies. C'est pourquoi nous adoptons le terme de "micropore".

Le micropore est probablement unique chez les Sporozoaires à ce stade. Parfois il n'a pas été décrit, comme c'est le cas pour Angeiocystis, mais nous pensons que des observations complémentaires permettraient certainement de le découvrir.

Exceptionnellement il a trouvé deux micropores sur un même individu de Plasmodium (AIKAWA 1967) de Besnoitia (SHEFFIELD 1966) comme nous l'avons noté aussi chez Coelotropha. Nous avons vu que cette dernière espèce commence sa croissance à l'intérieur de la fibre musculaire et que les stades intracellulaires observés sont intermédiaires entre le "germe infectieux" et le trophozoïte, ce qui expliquerait l'apparition de nouveaux micropores.

Le problème de la formation des micropores reste toujours entier.

Un "pore" postérieur, bien distinct du micropore a été décrit par SCHOLTYSECK et Al. (1965) chez Eimeria et par SCHREVEL chez Selenidium. SCHREVEL interprète cette formation comme un "pore d'excrétion".

- Les "fibres" sous cuticulaires.

Il s'agit dans tous les cas de microtubules creux, longitudinaux et périphériques, attachés à l'avant sur un "collier" qui encercle le conoïde. quand celui-ci existe.

AIKAWA (1967), par le procédé de coloration négative a montré que les tubules de Plasmodium fallax ne font pas le tour complet du parasite mais s'interrompent dans la région postérieure.

Dans la plupart des cas, les auteurs ont observé entre vingt et trente microtubules. Le nombre le plus couramment avancé est : 22, chez Eimeria, Isospora, Sarcocystis, Toxoplasma. Il nous a semblé que Myriosporides pouvait en posséder une vingtaine, Angeiocystis une trentaine. Coelotropha serait munie d'une cinquantaine de fibres. Une pareille abondance n'a été observée que chez Eucoccidium (BARDELE 1966).

AIKAWA (1967) observe que chaque microtubule, dont le diamètre est de 190 à 230 Å est formé de sous unités longitudinales montrant une périodicité transversale.

Dans l'épaisseur du microtubule de Myriosporides nous avons pu observer six sous-unités entourant un filament central.

Les microtubules pelliculaires de Myriosporides mesurent environ 300 Å de diamètre, chiffre comparable à celui trouvé par VIVIER, SCHREVEL (1964) pour les fibres tubulaires de Selenidium. Les mesures effectuées par les différents auteurs s'accordent généralement sur un diamètre d'environ 200 - 300 Å.

Ainsi que le fait remarquer BARDELE (1966) les auteurs s'interrogent sur l'intervention possible des microtubules pelliculaires dans les mouvements du parasite, depuis leur découverte en 1942 par EMMEL et Al. BARDELE note que les microtubules pelliculaires n'existent que chez les stades mobiles : sporozoïte, gamète mâle, ookinète.

La plupart des auteurs supposent que ces formations ont effectivement un rôle dans la mobilité (SENAUD (1967) et BARDELE (1966)).

AIKAWA (1967), VANDENBERG (1967) citent l'opinion de EMMEL qui pense que ces microtubules pourraient être constitués de protéines contractiles.

VIVIER et SCHREVEL (1964) font le rapprochement entre les fibres tubulaires de Selenidium et les filaments primaires des muscles striés.

VANDENBERG (1967) remarque que les fibres du sporozoïte de Plasmodium sont inégalement réparties sur le pourtour du parasite, puisqu'elles n'occupent que les $2/3$ de sa circonférence. Une seule fibre est située dans le $1/3$ restant. L'auteur émet l'hypothèse que cette disposition pourrait être responsable de la forme arquée du sporozoïte. Mais la plupart des "germes" de Sporozoaires sont arqués, tout en ayant des microtubules répartis sur toute leur circonférence.

HEPLER (1966) penche également pour accorder aux microtubules pelliculaires un rôle dans la mobilité, sans exclure l'hypothèse qu'ils puissent constituer un cyto-squelette.

Le problème du rôle des microtubules dépasse largement le cadre de l'étude des Sporozoaires.

Les microtubules sont en effet décrits aussi bien chez les Protozoaires que dans les cellules de plantes et d'animaux supérieurs, dans le noyau ou dans le cytoplasme.

Il semble que parmi les microtubules cytoplasmiques il faille distinguer dans le cas qui nous occupe ceux qui sont situés au sein du cytoplasme et ceux qui sont disposés avec un certain ordre sous la paroi de la cellule.

A cette dernière catégorie appartiennent les "microtubules" pelliculaires des Sporozoaires. Nous les avons observés chez les "stades" intracellulaires ainsi que chez les microgamètes (où ils sont deux fois plus petits).

Par ailleurs, nous avons trouvé des microtubules "cytoplasmiques" dans les microgamètes (Pl. LI, fig. a) ainsi qu'à proximité des noyaux dans les stades où se produisent des divisions (gamontes-sporoblastes).

POCHON-MASSON (1967) dans une remarquable revue sur la structure et les fonctions des microtubules pose le problème en ces termes : "trois voies s'ouvrent devant nous : ils appartiennent au cytosquelette de la cellule, ou bien ils jouent un rôle dans le mouvement cytoplasmique, et plus particulièrement dans la contractilité cellulaire ou encore ils servent au transport de l'eau, des

ions et des métabolites".

Pour SLAUTTERBACK (1963) les microtubules pourraient être répartis en deux catégories :

1 - les tubules de 120 à 200 Å de diamètre situés dans le cytoplasme, en relation avec les centrioles ou d'autres organites et qui auraient un rôle dans les synthèses, le métabolisme de la cellule.

2 - les tubules de 270 Å de diamètre, associés au plasmalemme, qui seraient élastiques (Trypanosome, Ciliés, spermatoctes, érythrocytes de poisson...).

Il semble qu'au sujet des microtubules pelliculaires des sporozoïtes et mérozoïtes de Sporozoaires on puisse songer à deux fonctions possibles : la motilité ou le cytosquelette.

Nous avons vu que la plupart des auteurs penchent pour la première hypothèse. Toutefois MIGNOT (1966) soutient la seconde dans le cas de Flagellés chez qui le nombre des tubules sous cuticulaires est indépendant de leur degré de métabolie et dont l'orientation est incompatible avec le sens des déformations.

- les formations antérieures (conoïde, anneaux apicaux, sections d'éléments denses).

Nous n'avons pas observé de conoïde vrai chez nos parasites, mais seulement des anneaux apicaux formés par les membranes de la paroi, à l'extrémité de la cellule. Cette disposition rappelle celle de certains Plasmodium. Les auteurs qui étudient les Plasmodium (AIKAWA, 1967) utilisent cependant le terme de conoïde dans un sens un peu différent pour désigner le "mucron" antérieur. Nous avons parfois utilisé ce terme pour l'anneau dense apical. Il conviendrait pourtant de conserver au terme de "conoïde" la signification exacte donnée par son auteur (GUSTAFSON, 1954).

Nous n'avons pas non plus observé avec certitude chez nos stades intracellulaires d'éléments comparables aux "toxonèmes" de GUSTAFSON (1954) = "paired organelles" de GARNHAM = "Rhoptries" de SENAUD. Une définition précise de ces organites à nomenclature complexe est donnée par SENAUD (1967). Ce sont des "organites massifs à contenu spongio-fibrillaire qui traversent

le conoïde pour se terminer par des pédoncules étroits de même nature à l'extrême pointe du mucron antérieur".

Il nous est impossible actuellement d'assimiler les "canaux médullaires" de Myriosporides à de tels éléments car nous avons cru les voir déboucher dans l'espace intermembranaire de la paroi en des points autres que le mucron.

Il est possible que chez nos espèce le conoïde et les paired organelles (=Rhoptries) existent chez le sporozoïte et disparaissent lorsque le "germe infectieux" s'est installé dans sa cellule hôte.

Ainsi la figure b de la planche LXIX montre telle que les sporozoïtes d'Angeiocystis semblent posséder des "paired organelles" alors que le stade intracellulaire en paraît dépourvu.

De la même façon HEPLER (1966) note que les paired organelles sont les premiers organites à disparaître dès que le mérozoïte de Plasmodium a pénétré dans la cellule.

GARNHAM (1960), pense que les "paired organelles" sécrèteraient des enzymes protéolytiques nécessaires à la pénétration, et devenues inutiles régresseraient après cette pénétration.

GUSTAFON émettait l'hypothèse, en découvrant ces organites en 1954 que l'association des "toxonèmes" avec le conoïde formerait un système sécrétoire et perforateur utilisé pour entrer dans la cellule hôte et pour la nutrition du parasite.

Ces hypothèses trouvent une confirmation dans la démonstration récente de phosphatase acide dans des éléments comparables chez le trophozoïte de Selenidium par SCHREVEL (1968). Cet auteur suppose que le conoïde de ce parasite fonctionnerait comme un sphincter pour provoquer l'absorption de substances provenant de l'hôte.

Chez nos parasites se trouvent en grande abondance, surtout dans la région antérieure des éléments denses, ovales ou circulaires en section, nettement plus petits que les "paired organelles".

Ces organites ont été décrits chez tous les stades comparables des Sporozoaires. Leur nomenclature est également des plus complexes. Ils ont été

appelés "sarconèmes" chez Sarcocystis (LUDVIK, 1958), "lankesterellonèmes" chez Lankesterella (GARNHAM, 1962) puis "convoluted tubules" (GARNHAM, 1963). D'autres auteurs les nomment "toxonèmes" (DESPORTES, 1968 ; CHEISSIN, 1965 ; SCHOLTYSICK, 1965), ou "tortuous structures" (SCHEFFIELD 1967) ou "corps denses" (HEPLER 1966 ; SCHREVEL 1968).

La distinction entre les différents éléments denses antérieurs n'est pas facile, ce qui explique l'abondance de termes employés, et les confusions qui en résultent. Plusieurs auteurs (COLLEY 1967 ; AIKAWA 1966) remarquent une relation possible entre ces deux sortes d'organites ("paired organelles" et "sarconèmes").

Il ne sera possible de classer et de nommer ces éléments que lorsque leur rôle sera clairement établi et les premières recherches enzymatiques à ce niveau sont prometteuses (SCHREVEL 1968).

Nous avons adopté provisoirement le terme de "tubules contournés" pour les petites sections denses, car effectivement nous avons pu voir, chez Myriosporides au moins, qu'il s'agissait bien d'éléments allongés, pliés "en accordéon".

Dans tous les cas décrits ici ces sections sont bordées par une membrane élémentaire ; chez Angeiocystis, l'intérieur semble constitué de minuscules vésicules tandis que chez Myriosporides le maximum de complexité est atteint avec l'existence d'un cortex vésiculeux autour d'une lumière centrale (Pl. XVI fig. b). Pareille complication n'a pas encore été signalée. SENAUD (1967) suggère que les "sarconèmes" de Sarcocystis, disposés en rideaux plissés, pourraient constituer une "armature déformable".

- Le noyau

Le noyau des "germes infectieux" de Sporozoaires n'offre pas de particularités notables.

Comme chez nos espèces il est souvent déporté vers la partie postérieure, entouré d'une membrane percée de pores. Un nucléole y est souvent observé. L'existence de deux gros nucléoles diamétralement opposés chez Myriosporides paraît originale.

- Les inclusions cytoplasmiques

Nous n'insisterons pas sur ces inclusions qui seront revues à propos du trophozoïte. Mitochondries, dictyosomes, ribosomes, réticulum sont en général décrits chez toutes les espèces. Parfois l'appareil de Golgi n'a pas été observé. Ceci n'a rien de surprenant car dans bien des cas (Toxoplasma, Eimeria perforans, Besnoitia, tylocephalus, etc...) il n'est représenté que par un seul dictyosome, souvent situé juste à l'avant du noyau. Cette localisation précise est aussi celle de l'appareil de Golgi de Myriosporides qui est formé de quelques dictyosomes en arc de cercle. Coelotropha possède plusieurs dictyosomes répartis dans la cellule, mais, comme nous l'avons souligné plusieurs fois, il s'agit déjà de stades en croissance.

Des lipides, du paralycoène -souvent nommé "glycoène"- (SCHOLTYSECK, COLLEY, SHEFFIELD) ont été quelquefois observés.

- Les rapports entre le parasite et la cellule hôte

Dans les cas envisagés ici le jeune parasite ne semble pas perturber beaucoup sa cellule hôte.

La cellule d'Amphiglana lui construit une vacuole qui l'isole, celle de Nereis diversicolor semble l'accepter au sein de son cytoplasme.

La principale réaction de la cellule parasitée paraît être l'accumulation de formations membranaires denses aussi bien chez Nereis que chez Amphiglana. Des formations membranaires du même type existent souvent entre les couches constitutives de la paroi du parasite et quelquefois à l'intérieur même de celui-ci.

Les auteurs ont parfois vu dans de pareils enroulements des résidus digestifs.

Ainsi SCHUSTER (1965) montre-t-il des "figures myéliniques" formées dans une vacuole digestive pendant la digestion de bactéries chez Didymium.

Des formations myéliniques situées dans des vacuoles en relation avec la paroi ont été décrites chez Selenidium par VIVIER et SCHREVEL (1964) puis chez Lecudina par VIVIER (1968). Cet auteur les relie à des phénomènes de phagocytose.

Une revue des observations de corps myéliniques est donnée par ANDERSON et ROLLS (1967) et par CURGY (1968). CURGY note : "les figures de

de myéline de notre matériel sont dues à la mobilisation de matériel lipoprotéique par les aldéhydes, à son accumulation dans des zones privilégiées du cytoplasme où, après réorganisation moléculaire, le tétroxyde d'osmium les met en évidence sous la forme d'enroulements de membranes concentriques".

Nous n'avons pas étudié la relation possible entre l'existence de ces formations sur les coupes et le procédé de fixation employé. Même si ces éléments n'apparaissent qu'avec certaines techniques ils traduisent l'existence de certaines substances (phospholipides) peut être organisées de façon différente dans la cellule vivante.

Dans le cas de nos parasites de telles formations se rencontrent aussi bien dans la vacuole de la cellule hôte (Myriosporides) ou dans le cytoplasme de la cellule hôte (Coelotropha) que dans l'épaisseur de la paroi où à l'intérieur du corps du parasite. Faut-il relier entre elles ces formations ? Sont-elles l'expression d'un rejet de substances par le parasite, d'une absorption, ou sont-elles liées à des manifestations métaboliques tout à fait indépendantes ?

Des interprétations très différentes ont été données à des formations de membranes enroulées observées chez les trophozoïtes de Plasmodium. Ainsi RUDZINSKA et TRAGER (1959), RUDZINSKA, TRAGER et BRAY (1965) attribuent-ils à de tels éléments trouvés dans le cytoplasme, parfois en relation avec la paroi, des fonctions mitochondriales. LADDA et Coll. (1966) croient voir dériver des formations comparables de la membrane nucléaire de Plasmodium falciparum.

STEBBENS (1966) remarque la ressemblance entre le contenu de la vacuole hôte et celui des vacuoles intraparasitaires de Lankesterella. Cet auteur pense que des débris de la cellule-hôte subiraient une exodigestion dans la vacuole-hôte pour être ensuite englobés dans le parasite grâce à l'activité de sa membrane. Nous n'avons pas de document permettant d'envisager une pareille interprétation chez nos parasites.

2 - Le trophozoïte

Pendant la phase végétative, la Coccidie subit en quelques jours une croissance extraordinaire. Elle doit donc se nourrir activement et son cytoplasme est le siège d'un intense métabolisme. C'est pendant cette phase qu'elle élabore les réserves qui lui serviront lors de la gamétogenèse et, dans le cas du gamète femelle, pour la vie du futur oeuf.

Le trophozoïte de Coelotropha durchoni que nous avons pris pour exemple ne représente pas le "trophozoïte type". En effet, de notables différences existent entre les trophozoïtes des diverses espèces, comme semblent en témoigner quelques investigations. C'est ainsi que Myriosporides amphiglenae ne possède pas de cryptes ni de grandes vacuoles. Mais les renseignements obtenus sur les autres espèces sont trop peu nombreux pour fournir matière à une discussion ; celle-ci se limitera donc aux données de Coelotropha durchoni.

a) La paroi

Comme chez les stades intracellulaires et selon un modèle très répandu chez d'autres Sporozoaires, comme les Grégarines (VIVIER, SCHREVEL 1964 ; VINCKIER, VIVIER 1968 ; DEVAUCHELLE 1968, etc...), la paroi du corps du trophozoïte est constituée par trois membranes élémentaires.

Elle est percée de très nombreux micropores. Nous avons pu voir que la structure de ceux-ci est assez complexe. Seul SENAUD (1966) a décrit une "architecture" comparable du "micropyle" de Sarcocystis qui comporte en particulier des fibrilles qui ancrent l'organite dans le cytoplasme ainsi que des microfibrilles reliant les deux anneaux concentriques du micropore.

AIKAWA et Coll. (1966 a et b) ont démontré que chez les stades végétatifs intra-érythrocytaires de Plasmodium le micropore est le lieu où se forment des vacuoles de phagocytose contenant du cytoplasme de l'érythrocyte.

Ce processus de phagocytose au niveau du micropore, a été retrouvé chez divers Plasmodium et d'autres Sporozoaires intra-érythrocytaires comme Theileria par exemple (BUTTNER, 1967).

Nous avons vu à propos des stades intracellulaires que certains auteurs observent des canaux (SENAUD, 1967) ou des vacuoles (SCHOLTYSECK, 1968) en rapport avec le micropore.

Nous n'avons jamais encore observé de phagocytose ou de pinocytose évidente au niveau des micropores du trophozoïte de Coelotropha. Certains documents (Pl. XXXI, figs g, h, i, j) pourraient laisser supposer un processus de pinocytose à ce niveau, par distension du fond du micropore qui finirait par s'isoler en une vésicule ou par laisser pénétrer une petite quantité de substance. Observant des images de micropores "ouverts" ou "fermés" chez Klossia, VOLKMANN donne une interprétation différente, suggérant qu'il puisse s'agir d'étapes de la formation des micropores. Si les micropores sont le siège de phénomènes de pinocytose chez le trophozoïte de Coelotropha on peut se poser plusieurs questions : à quoi peuvent-ils servir chez les autres stades, et comment peut se réaliser l'absorption à travers l'épaisse couche anhiste ?

Nous observons en effet le micropore à tous les stades d'évolution de la Coccidie . Il est douteux qu'il puisse servir à la pinocytose lorsqu'il est situé sous d'épaisses parois kystiques comme chez le gamonte mâle ou le sporoblaste. On peut supposer qu'il n'est pas fonctionnel à ces stades, comme AIKAWA (1966) le suggère chez le mérozoïte de Plasmodium . Ainsi chez le gamonte mâle il pourrait s'agir des micropores hérités du trophozoïte et destinés à disparaître. Or il n'en est pas ainsi, puisque les micropores sont disposés régulièrement sur le flanc des microgamètes où l'on peut s'interroger sur leur utilité.

Sur les sporoblastes, les micropores sont nouvellement formés, puisque la paroi du sporoblaste est-elle même entièrement nouvelle. Seront-ils distribués aux sporozoïtes ? Les quelques renseignements que nous possédons semblent au contraire montrer que les micropores se forment en même temps que s'isole le sporozoïte.

On peut également se demander quelle peut être la signification des rassemblements de micropores en certains points de la paroi du gamonte mâle ou du sporoblaste. Il est possible que le rôle du micropore ne se limite pas à une simple fonction d'absorption, fonction qui, nous l'avons vu, n'est pas clairement établie dans le cas du trophozoïte de Coelotropha.

L'existence de l'épaisse couche anhiste ne constitue pas un obstacle à la pénétration des substances nutritives puisqu'elle est continue sur tout le corps du trophozoïte. La couche anhiste doit posséder un pouvoir adsorbant, comme le "glycocalyx" décrit par de nombreux auteurs autour de diverses cellules (BENNETT 1963, LEAK 1967, FAURE-FREMIET et ANDRE 1968, etc...), dont elle pourrait peut être représenter une variété (elle montre en effet des réactions de polysaccharides). La couche anhiste, comme le "glycocalyx" fonctionnerait comme une "éponge" (HLADIK 1966). Des vésicules de pinocytose se forment sous une épaisse couche comparable à la couche anhiste dans la membrane de l'ovocyte de Nereis (DHAINAUT - communication personnelle). BEAMS (1964) voit dans de telles vésicules la capture de protéines pour l'ovogenèse.

NOIROT-TIMOTHEE (1966) observe deux sortes de vésicules de pinocytose chez Opalina, qui traduiraient l'absorption de deux sortes de substances. Selon cet auteur "l'absorption par micro-pinocytose n'exclut pas le passage d'autres éléments à travers la membrane cellulaire". Ce deuxième mode d'absorption serait favorisé par l'augmentation de surface résultant des replis de la membrane d'Opalina.

Dans le cas de Coelotropha l'existence de cryptes profondes et tourmentées, hérissées de villosités permet également une augmentation de la surface. Les cryptes pourraient constituer des zones d'absorption privilégiées.

SCHOLTYSECK et SCHAFER (1963) attribuent ce rôle à des ramifications tubulaires striées qui garnissent la surface des gamétocytes d'Eimeria.

En l'absence d'une zone d'absorption bien différenciée comme l'est le mucron des Grégarines, (SCHREVEL et VIVIER 1966, SCHREVEL 1968) il faut bien admettre que la nutrition de la Coccidie doit se faire par toute sa surface. Probablement cette absorption se fait-elle de deux façons comme pour Opalina, d'une part à travers la membrane cellulaire, d'autre part au niveau des micropores.

Nous n'avons pas observé de phagocytose aussi nette que chez les stades intra-erythrocytaires de Plasmodium. Le trophozoïte ne vit pas dans une cellule, mais dans un liquide, ce qui doit nécessiter un autre mode de nutrition. Nous avons tenté de suivre l'absorption de traceurs opaques injectés dans la cavité coelomiques de la Nereis, répétant l'expérience de STEINERT

et NOVIKOFF chez Trypanosoma. Les résultats ont été négatifs, bien que le produit injecté se retrouve dans les cellules coelomiques de l'hôte. Il conviendrait de reprendre ces expériences qui pourront peut être éclaircir ce délicat problème de la nutrition.

b) Les inclusions cytoplasmiques

Les inclusions cytoplasmiques des Coccidies ont fait l'objet d'assez nombreux travaux de cytochimie, depuis fort longtemps (JOYET-LAVERGNE, 1926). Ceux-ci concernent particulièrement le genre Eimeria, par exemple les recherches de PATILLO et BECKER (1955) de CHEISSIN (1969) ou de BEYER et OVCHINNIKOVA (1964-1966) etc...

Chez Coelotropha quelques techniques histochimiques courantes ont permis de démontrer des granules de paraglycogène PAS⁺, des inclusions lipidiques, et des grains métachromatiques que nous n'avons pu identifier en microscopie électronique. Les réactions des protéines n'ont pas mis en évidence d'inclusions spéciales, mais seulement le fond cytoplasmique. Les grandes vacuoles ne sont colorées par aucune des méthodes employées.

Ces grandes vacuoles dérivent ^{de} l'ergastoplasme et ressemblent par là aux vacuoles végétales (POUX 1962). Leur aspect rappelle celui de vacuoles digestives d'autres Protozoaires, par exemple d'Acanthamoeba (BOWERS-KORN 1968). Elles représentent probablement le système digestif de la Coccidie et doivent être le siège de remaniements incessants connue en témoigne leur grande variabilité d'aspect ; des phénomènes de pinocytose semblent se produire à leur périphérie.

Ces vacuoles ne déverseraient pas régulièrement leur contenu à l'extérieur mais s'accumuleraient dans le cytoplasme en finissant par confluier et former de grandes lacunes.

Ces lacunes disparaissent chez le macrogamonte ce qui laisse supposer un rejet à l'extérieur.

Il n'est pas certain que les documents des planches XXXIV et XXXV représentent ce rejet, car nous n'avons pu identifier à quel stade d'évolution ils appartiennent. On pourra rapprocher ces images de celles de l'éclatement des alvéoles corticaux de certains ovocytes (PASTEELS 1965 voir fig. c, p. 471).

La nature des vacuoles dites "en saucisse" (Va) à plusieurs membranes n'a pu encore être élucidée. La présence occasionnelle d'une structure interne en forme de "crête" pourrait parfois faire penser à une origine mitochondriale. VIVIER et SCHREVEL (1966) observent la transformation progressive de mitochondries en vésicules à double membrane chez Selenidium ; ces vésicules semblent morphologiquement différentes de nos vacuoles. Des vacuoles assez semblables sont observées dans le macrogamète de Eucoccidium par BARDELE. Selon cet auteur elles dériveraient du noyau.

Les inclusions lipidiques ont une structure classique.

Une relation topographique précise unit les petits grains de paraglycogène en formation aux mitochondries. Cette relation est constante et ne doit rien au hasard. Nous avons émis l'hypothèse d'une intervention des mitochondries dans la synthèse du paraglycogène, hypothèse qui jusqu'à présent ne trouve aucune confirmation chez les autres Sporozoaires. BARDELE (1966) observant une relation identique chez les sporozoïtes dans le sporocyste de Eucoccidium l'interprète comme l'expression d'une dégradation du paraglycogène destinée à couvrir les besoins en énergie de ces stades en vie ralentie. Dans le cas de Coelotropha il ne peut en être ainsi car les jeunes trophozoïtes sont en pleine "paraglycogénèse".

Chez Myriosporides, les mitochondries montrent un autre type de relation avec les gros grains de paraglycogène (Pl. XXXVII, fig. e) : elles s'enroulent autour du grain et leur partie moyenne est si étirée qu'on n'y trouve plus trace de crêtes.

Chez Eimeria, SCHOLTYSECK (1964) attribue au système ergastoplasmi- que un rôle dans la "glycogénèse" ce qui semble en accord avec les travaux sur la synthèse du glycogène chez les Métazoaires (CARASSO 1960, MILLONIG et PORTER 1961).

VOLKMANN (1967) décrit chez Klossia un système dans lequel la synthèse "glycogénique" se réaliserait dans le voisinage (et probablement aux dépens) de complexes lipidiques d'origine golgienne.

L'hypothèse d'une intervention des mitochondries dans la synthèse du paraglycogène est surprenante mais pas invraisemblable. Quelques auteurs (parmi lesquels BEAULATON 1964, PERSONNE et ANDRE 1964, FAIN-MAUREL 1966) ont

en effet décrit l'accumulation de glycogène dans des mitochondries. PERSONNE et ANDRE écrivent à ce propos : "Il apparaît donc que certains chondriosomes spécialisés puissent jouer un rôle dans le métabolisme des polysaccharides".

Chez Coelotropha les petits grains de paraglycogène fusionnent pour en former de plus gros. Le même phénomène a été noté par VOLKMANN (1967) chez Klossia. Eucoccidium, au contraire, verrait une croissance concentrique des grains de paraglycogène (BARDELE 1966).

Les mitochondries du trophozoïte de Coelotropha montrent la structure mainte fois décrite chez des Sporozoaires (VIVIER, HENNERE, SCHREVEL 1965). La forme en ampoule des crêtes internes et leur rareté les caractérise. Selon VIVIER cette structure serait en rapport avec le mode de vie anaérobie.

Les mitochondries des trophozoïtes comme celles des autres stades renferment souvent une grosse inclusion dense aux électrons (Pl. XXXVII, fig. a). Des inclusions mitochondriales aussi volumineuses ont été souvent observées dans diverses cellules ; ainsi SCHREVEL (thèse 1969) en observe-t-il chez Selenidium, LEVY et ELLIOTT (1968) chez Tetrahymena ; mais le plus souvent ces éléments ont une structure cristalline que nous n'avons pas notée ici (LANCE-NOUGAREDE 1966 dans les feuilles de lentille, FAVARD et CARASSO 1958 et BEAMS 1964 dans l'ovogénèse, etc...).

L'association constante entre l'ergastoplasme et l'appareil de Golgi a été trouvée à tous les stades des espèces de Coccidies que nous avons pu étudier ; d'autres auteurs l'ont également montrée chez des Coccidies (BARDELE chez Eucoccidium, VOLKMANN chez Klossia).

Elle est présente également chez les Grégarines (VIVIER, SCHREVEL 1964 à 1968) et sa signification a été souvent discutée (VIVIER, HENNERE 1965, VIVIER, SCHREVEL 1966) : si les échanges réguliers entre ces deux catégories d'organites ne font pas de doute, leur sens n'est pas encore établi.

Des relations du même ordre ont été décrites chez le cilié Epistylis (FAURE-FREMIET et Coll. 1962) et occasionnellement chez les Métazoaires.

Jamais semble-t-il elles ne sont aussi constantes et précises que chez les Sporozoaires.

c) Le noyau

Nous ne reviendrons pas sur la structure des pores de la membrane nucléaire qui a été étudiée et discutée par VIVIER (1967). Résumant ses observations cet auteur écrit : "il est démontré que l'anneau est interne par rapport au pore et correspond à un manchon cylindrique ajusté dans l'ouverture entre les lèvres de la membrane nucléaire. L'anneau lui-même est constitué de structures complexes où l'on note l'existence de sous-unités d'apparence souvent tubulaire, couramment au nombre de 8. A l'intérieur du manchon, un élément central d'apparence tubulaire également, semble relié par de discrets rayons à l'anneau périphérique".

Dans le noyau des jeunes Coccidies, les réactions de Feulgen et du vert de méthyle pyronine mettent en évidence des amas de chromatine, observés également en microscopie électronique (Pl. XX, fig. d). Dès que le trophozoïte atteint une longueur de trente à quarante microns les techniques courantes ne parviennent plus à détecter d'A.D.N. ni dans le noyau, ni dans le nucléole.

Cette disparition apparente de la chromatine nucléaire est constante chez les trophozoïtes de Coccidies et de Grégarines. Ce phénomène rappelle fortement l'évolution ovocytaire d'animaux plus évolués, et ce n'est pas le seul point par lequel une coccidie végétative ressemble à un ovocyte.

Selon IEGER et DUBOSCQ (1908), la chromatine d'Aggregata migrerait au début de la croissance dans le nucléole.

D'après GRASSE (1953), les chromosomes ne disparaîtraient pas du noyau mais leurs acides nucléiques les quitteraient pour gagner le nucléole. De ce fait, il ne resterait dans le nucléoplasme qu'un "fantôme" de chromosome peu ou pas colorable.

L'étude de la croissance relative du noyau et du caryosome (OGER, HENNERE, VIVIER 1965) apporte un argument supplémentaire à l'hypothèse d'une migration des A.D.N. dans le nucléole : en effet la croissance nucléolaire est importante chez la jeune Coccidie et s'infléchit lorsque le trophozoïte atteint cinquante microns.

Bien que dans aucun cas le nucléole n'ait montré d'affinité pour les réactifs courants des A.D.N., il conviendrait de mettre en oeuvre des techniques plus fines dans l'espoir de déceler l'existence des A.D.N. ou des substances qui pourraient résulter de leur transformation momentanée.

3 - Les gamontes

- le gamonte femelle

La transformation du trophozoïte en gamonte femelle est peu spectaculaire. Pourtant certaines espèces changent alors de forme et deviennent sphériques (Angeiocystis, Defretinella). L'accumulation des réserves est importante et les grains de paraglycogène sont gros et nombreux. Dans le noyau le nucléole s'émiette. Cette fragmentation a été décrite chez de nombreuses Coccidies. Certains (DOBELL 1925) ont cru y voir l'expulsion de la chromatine intra-nucléolaire.

Des auteurs comme BELAR (1926), NAVILLE (1925) ont situé la réapparition des chromosomes dans le suc nucléaire du gamonte femelle d'Aggregata avant la fécondation. Chez les Coccidies que nous avons étudiées nous croyons pouvoir affirmer que les chromosomes ne deviennent évidents qu'à la fécondation. Angeiocystis ne semble pas faire exception malgré la description par BRASIL (1909) d'un noyau étiré en fuseau contenant un fin réseau chromatique dans le gamète femelle non fécondé. Cette image de noyau en forme de fuseau est si caractéristique de la fécondation chez toutes les Coccidies qu'il serait très invraisemblable qu'elle corresponde à un stade différent chez Angeiocystis. D'ailleurs, BRASIL avoue n'être pas "convaincu de son interprétation", inspirée probablement des études chez Aggregata.

Il est probable que les extrusions nucléolaires et l'apparition de plaquettes pyroninophiles dans le cytoplasme des gros trophozoïtes sont en liaison avec l'approche de la maturité sexuelle.

Nous avons vu lors de la description de l'exuviation chez Coelotropha une des explications possibles du mécanisme de ce phénomène qui pourrait être provoqué par la pression d'un liquide -peut-être d'origine vacuolaire- sous l'exuvie. L'abandon de la couche anhiste doit sans nul doute faciliter la pénétration du microgamète.

- le gamonte mâle

Comme chez les autres espèces de Coccidies, le gamonte mâle est moins riche en réserves (paraglycogène) que le gamonte femelle.

Nous avons pu observer chez les espèces étudiées deux types de gamétogenèse mâle : le premier conduit à la formation des microgamètes autour d'un unique reliquat cytoplasmique : c'est le cas de Coelotropha durchoni, Coelotropha vivieri, Angeiocystis, Defretinella et ce semble être le processus le plus répandu chez les Coccidies. Le deuxième type existe chez Myriosporides (ainsi que chez le parasite du Notomastus de Roscoff) : le gamonte se scinde en éléments isolés qui forment séparément des microgamètes. Le même mode d'évolution a été décrit plusieurs fois en particulier dans les genres Caryotropha et Myriospora, tous deux hôtes d'Annélides Polychètes. Les auteurs admettent à ce propos qu'un tel processus facilite la formation d'un grand nombre de microgamètes. Il n'en est rien pour nos espèces : Myriosporides ne forme qu'un nombre infime de gamètes mâles par rapport à Coelotropha par exemple.

L'étude ultrastructurale des phénomènes de la gamétogenèse mâle se révèle très délicate en raison des difficultés de fixation dues à la présence d'une épaisse paroi presque kystique, et des problèmes posés par l'interprétation des images tout à fait diverses de ces stades en perpétuel remaniement, que l'on peut confondre avec d'autres stades de l'évolution. Bien que tous les éléments caractéristiques d'un gamète mâle (noyau, mitochondrie, flagelles) se retrouvent chez toutes les espèces de Sporozoaires dont la gamétogenèse a été étudiée, de grandes différences existent entre le microgamète de Coelotropha et celui des autres genres.

Le gamète mâle d'Eimeria par exemple (CHEISSIN 1964, COLLEY 1967, SCHOLTYSECK 1965) ressemble beaucoup plus au schéma typique d'un spermatozoïde, vermiforme, avec un noyau et une mitochondrie allongés. Le gamète de Coelotropha a la forme d'une coupe hémisphérique et évoque l'aspect d'un petit Flagellé.

Pourtant les processus de gamétogenèse sont schématiquement comparables : les noyaux issus des divisions se disposent à la périphérie du gamonte et émergent dans des protubérances où s'élabore peu à peu la structure définitive du gamète.

a) La paroi

La comparaison entre la figure a de la planche XLI et la planche XLVI montre de façon frappante l'évolution de la paroi du gamonte mâle. De toute évidence entre ces deux stades le gamonte s'est débarrassé d'une épaisse couche externe. Nous ignorons le mécanisme de cette "exuviation". Une pareille complexité n'existe pas chez les autres espèces déjà étudiées, mais celles-ci, intracellulaires, ont certainement avec le milieu ambiant des rapports très différents de ceux de Coelotropha qui vit dans le liquide coelomique de son hôte. La fine membrane du gamonte mâle de Coelotropha qui arrive à maturité n'offrira que peu de résistance à la pression des gamètes tourbillonnants.

La plupart des auteurs ont remarqué l'existence de micropores dans la paroi des microgamétocytes d'Eimeria (COLLEY 1967, HAMMOND et Coll. 1967), de Eucoccidium (BARDEIE 1966). Les micropores ne sont pas décrits chez les microgamètes eux-mêmes (SNIGIREVSKAYA 1968). Chez Coelotropha, ils existent sur le flanc du microgamète en formation, mais nous ne l'avons pas jusqu'à présent observé sur le microgamète libre.

Le mode de séparation du gamète mâle n'a encore pas été étudié. Toutefois SCHOLTYSECK (1965) envisage chez Eimeria la possibilité d'une intervention du réticulum endoplasmique, par analogie avec ses observations sur la formation des mérozoïtes. Sous le futur gamète de Coelotropha une couche parfois très importante de vésicules et de tubules semble destinée à provoquer la rupture du pédoncule d'insertion. Nous avons pu constater à d'autres stades du développement (formation des sporoblastes, élaboration des sporozoïtes) que la fragmentation de la masse originelle se fait par la fusion de vésicules alignées.

b) Les noyaux

La structure de la membrane nucléaire est classique et peut se comparer à celle du trophozoïte.

A notre connaissance aucun travail ne décrit les mitoses du gamonte mâle de Coccidie en microscopie électronique. Les quelques renseignements que nous apportons, quoique très fragmentaires, semblent montrer que cette mitose

pourrait être très originale.

Chez aucun des stades du cycle de Coelotropha nous n'avons observé de disparition de la membrane, même chez des noyaux manifestement en division. Si assez souvent il est possible d'observer des faisceaux de fibres tubulaires à proximité des noyaux, nous n'en avons encore pas découvert à l'intérieur des noyaux comme cela a été décrit au cours de la schizogonie de Plasmodium (HEPLER et Coll. 1966, SCALZI et Coll. 1968) ou chez Metchnikovella (VIVIER 1965). Il est toutefois possible que leur existence nous ait échappé, soit pour des raisons techniques, soit parce qu'ils apparaissent chez des stades non encore étudiés.

La position du centriole que nous avons pu vérifier de nombreuses fois est surprenante et ne cadre pas avec les données de la microscopie optique. Son rôle dans la division est encore énigmatique. La plupart des auteurs n'ont pas observé de centrioles à des stades aussi précoces, mais seulement au moment de la formation des gamètes.

c) L'appareil flagellaire et le "perforatorium"

La microscopie électronique confirme que le gamète mâle de Coelotropha est pourvu de deux flagelles. Nous n'avons pas, comme SCHOLTYSECK chez Eimeria (1965) eu la surprise de découvrir un troisième flagelle insoupçonné sur le vivant.

Par contre, nous avons pu observer que les flagelles ont une structure classique et possèdent un véritable cinétosome au moins chez le gamète encore inséré sur le reliquat. Pour la plupart des auteurs en effet (BARDELE 1966, CHEISSIN 1964-65, SCHOLTYSECK 1965), il n'existe pas de cinétosome vrai à la base du flagelle, chez Eimeria et Eucoccidium, mais seulement une racine indifférenciée (CHEISSIN) ou même un corpuscule formé de deux cylindres emboîtés (SCHOLTYSECK). COLLEY (1967) a pourtant également observé le cinétosome à la base des flagelles chez Eimeria.

A proximité de la naissance des flagelles existe chez Coelotropha une formation constituée d'une baguette et de granulations denses, que nous avons retrouvée, un peu modifiée, chez le gamète mâle libéré. En raison de sa

forme et de sa position qui rappelle celle du "pied" par lequel le gamète mâle se fiche sur le gamète femelle, nous avons émis l'hypothèse qu'il pouvait s'agir d'un organite "perforateur". Si cela est confirmé, cet organite serait alors tout à fait différent de son homologue décrit chez Eimeria sous le nom de "perforatorium" (CHEISSIN, SCHOLTYSECK) et qui consiste en une formation antérieure aigüe.

d) Les mitochondries

Les mitochondries du jeune gamonte mâle (Pl. XLIII fig. a) et celles du reliquat cytoplasmique du gamonte plus évolué (Pl. XLVI) ont le même aspect que celles du trophozoïte (Pl. XXVII) c'est à dire à crêtes en ampoules courtes et à matrice importante.

La mitochondrie du futur gamète est différente (Pl. II, fig. b) : elle est gonflée, sa matrice peu dense et hétérogène sur les images a pris une grande importance tandis que les crêtes internes sont courtes et rares. Cette morphologie est transitoire car cette même mitochondrie verra ses crêtes s'allonger considérablement et devenir très serrées dans une matrice réduite et assez dense chez le gamète devenu libre (Pl. LII, fig. e).

Cette structure est probablement en rapport avec l'énergie considérable que fournit le gamète libéré, tourbillonnant dans le liquide coelomique.

La mitochondrie du microgamète ressemble plus à celle d'un Cilié qu'à celle du trophozoïte de la même espèce. Cette constatation fournit un argument supplémentaire ^{à la théorie de VIVIER selon laquelle} "l'observation comparé du chondriome et du mode de vie chez les Protozoaires permet de montrer que l'abondance des mitochondries, leur localisation et leur ultrastructure vont de pair avec les variations de la vie aérobie ou anaérobie et l'activité de l'organisme".

4 - La fécondation

Les observations sur le vivant réalisées chez Coelotropha semblent bien montrer que pourraient intervenir dans la fécondation des substances sexuelles comparables à celles démontrées chez les Métazoaires [¶].

[¶] LILLIE F.R., 1912 : the production of sperm is agglutinins by ova. Sciences, 36, 527-530.

Cette possibilité a été envisagée par GRELL qui constate que les microgamètes de Eucoccidium ne sont attirés que par les macrogamètes mûrs. Il en est de même pour Coelotropha : les microgamètes sont indifférents aux trophozoïtes et aux gamontes femelles non exuviés. Par contre, les macrogamètes exuviés, ainsi que les exuvies vides et, à un degré moindre, les oeufs qui ont commencé leur développement les attirent. Nous avons vu qu'il se pourrait que cette substance soit rejetée avec le liquide exuvial. Non seulement, les gamètes mâles semblent soumis à une action attractive mais également ils sont partiellement immobilisés, dans une zone bien limitée autour du gamète femelle.

Dès que la fécondation a eu lieu le cytoplasme de l'oeuf se rétracte, certainement grâce au rejet d'un liquide que l'on peut comparer au liquide périvitellin de l'oeuf des Métazoaires. Il serait capital de pouvoir observer la pénétration du gamète mâle au microscope électronique mais cette étude s'avère très difficile : non seulement de nombreux auteurs déplorent de n'avoir pu suivre le phénomène ni sur le vivant, ni en histologie mais encore les difficultés de fixation semblent-elles alors à leur maximum.

La formation du fuseau de fécondation est générale chez les Coccidies. Nous pensons que c'est alors que se réalise l'appariement des chromatines mâle et femelle et que le noyau revient à une forme ramassée avant d'entrer en division. Les auteurs qui ont étudié des Coccidies de Polychètes n'ont en général pas pu suivre les étapes de la fécondation.

Les renseignements apportés par la microscopie électronique sur la fécondation chez des Coccidies sont **encore** **inexistants**.

5 - La formation des sporoblastes et des sporozoïtes

La première division du syncarion montre nettement une métaphase typique. Seule la méiose paraît suivre les modalités d'une division classique.

La formation des sporoblastes et la naissance des sporozoïtes n'offrent pas de particularité. Elles se déroulent de la même façon chez les espèces étudiées ici. Les divisions nucléaires dans le sporoblaste sont plus ou moins lisibles selon les espèces. Chez Coelotropha vivieri et Defretinella elles montrent des images grandes et nettes.

L'individualisation des sporoblastes et des sporozoïtes chez les Coccidies n'a encore pratiquement pas été étudiée en microscopie électronique chez les Eimeria. BARDELE (1966) en raison des difficultés techniques n'a pu suivre l'évolution des sporoblastes de Eucoccidium. Nous avons eu plus de chance en ce qui concerne les jeunes sporoblastes, dont la paroi encore un peu perméable a permis des fixations parfois acceptables. Par contre, nous n'avons pas pu obtenir d'aussi bonnes images des sporozoïtes mûrs que chez Eucoccidium. Les photographies présentées par BARDELE montrent des sporoblastes mûrs déhiscent dans le corps du Dinophilus, ce qui explique la qualité des fixations. Malheureusement nous n'avons pas trouvé de sporoblaste déhiscent sur nos coupes et nos efforts pour provoquer artificiellement cette ouverture n'ont pour l'instant conduit qu'à des résultats médiocres, les sporozoïtes étant la plupart du temps altérés par les traitements brutaux que nous leur faisons subir.

La genèse des sporozoïtes de Plasmodium a été étudiée au microscope électronique par DUNCAN et Coll. (1960) et par VANDENBERG et Coll. (1967) ; chez Plasmodium cette phase du développement est très différente : en effet, les sporozoïtes naissent autour de masses cytoplasmiques non cloisonnées et non dans des sporoblastes à paroi épaisse.

Sur les phénomènes qui affectent l'ocyste jusqu'à l'individualisation des sporoblastes, nous n'avons rien pu apprendre par la microscopie électronique, en raison principalement de l'imperméabilité de la paroi de l'oeuf à ce stade. Par la suite, cette paroi se laisse traverser par les fixateurs mais ce répit sera de courte durée puisque très rapidement la paroi du sporocyste deviendra à son tour épaisse et imperméable.

Il semble que la séparation entre deux sporoblastes voisins se fasse par fusion de petites vésicules. Ce procédé semble général dans tous les cas où se forment de nouvelles cloisons chez Coelotropha.

Dans la paroi du sporoblaste existent à tous les stades des micropores. Ceux-ci ont tendance à se grouper en certains points. Ils existent alors même que la paroi est devenue épaisse et complexe, comme chez le gamonte mâle, et avec BARDELE (1968) nous pouvons nous demander quel rôle ils peuvent alors jouer. En effet, il est alors douteux qu'ils puissent remplir des fonctions nutritives.

Une des différenciations les plus curieuses de la paroi est la formation d'une couche dense à structure périodique. Cette périodicité constitue probablement une architecture efficace lors de l'écartement des valves du sporocyste mûr. La déhiscence se produira très certainement le long de la ligne argyrophile décelée au microscope ordinaire et dont la structure fine est assez complexe.

Il semble que la couche dense striée trouve son origine dans des calottes périphériques d'une substance dense non striée, colorable par le P.A.S. mais non digérée par la salive. De telles structures n'ont encore pas -semble-t-il- été décrites chez les Coccidies. La paroi du sporoblaste mûr de Eucooccidium (BARDELE 1966) se fend en biseau comme celle de Coelotropha.

Comme dans le cas du gamonte mâle tous les noyaux observés possèdent une double membrane percée de pores, mais les processus de division n'ont pu être suivis. Nous avons pu constater l'existence de fuseau extranucléaire et de centrioles, qui, comme chez le gamonte mâle, semblent posséder un élément central.

Vers la fin, les noyaux montrent un réseau chromatinien très dense.

Les grains de paraglycogène deviennent moins gros et moins nombreux au cours de l'évolution ; peut-être sont-ils utilisés comme source d'énergie. Il est possible que quelques uns soient distribués aux sporozoïtes. Le reste se retrouve dans le reliquat cytoplasmique, avec des inclusions mucopolysaccharidiques. Ils sont probablement absorbés peu à peu par les sporozoïtes, comme semblent le montrer les observations réalisées sur le vivant.

Les mitochondries subissent à certains stades des modifications importantes : vacuolisation, bourgeonnement, apparition d'éléments membranaires complexes. Des images d'enroulements membranaires dans les mitochondries sont courantes. Les interprétations varient selon les auteurs. Ainsi LEVY et EL-LIOTT (1968) chez Tetrahymena suggèrent qu'il s'agit de dégénérescence. PANNESE (1966) croit voir dans des enroulements intramitochondriaux de neuroblastes embryonnaires de poulet, des stades de formation de nouvelles mitochondries. Le travail de CURGY (1968) donne une discussion détaillée sur l'influence de certaines techniques de fixation dans l'apparition de telles formations.

L'ergastoplasme semble jouer un rôle important : il enrobe diverses inclusions (lipides) et forme des empilements sous la surface. Ces empilements périphériques rappellent les "cisternes concentriques" observées par VANDENBERG

(1967) dans le corps "sporoblastoïde" de l'oocyste de Plasmodium.

Sur l'élaboration même des sporozoïtes, nous n'avons que peu de précisions. A peine savons-nous que la partie antérieure des futurs sporozoïtes contenant conoïde, formations tubulaires et fibrillaires s'individualise -apparemment en plein cytoplasme, mais de préférence à la périphérie- alors que vraisemblablement (d'après leur taille) les noyaux n'ont pas encore effectué leur dernière division.

Nous n'avons pu observer, comme cela a été décrit dans la sporogonie ou la schizogonie de Plasmodium (HEPLER et Coll. 1966, VANDENBERG et Coll. 1967, AIKAWA et Coll. 1967), la schizogonie d'Eimeria (COLLEY 1968) ou d'Isospora (SCHMIDT et Coll. 1967), la

transformation locale de la paroi de la masse originelle en zones qui se différencient progressivement tout en se soulevant pour former des protubérances où l'on reconnaît déjà la structure du futur sporozoïte ou schizozoïte. Il est possible que de tels phénomènes interviennent. Mais nos observations sont encore insuffisantes pour comprendre cette évolution de façon satisfaisante.

Dans chaque sporozoïte, se retrouve une formation au rôle encore énigmatique : le cristalloïde, élément globuleux constitué par l'arrangement cristallin de petites sphères. Ces ~~sphérules~~ semblent provenir de plages plus vastes d'unités comparables, mais sans ordre apparent, que l'on peut déceler dans le sporoblaste dès sa formation et qui paraissent se fragmenter au cours de l'évolution.

Des corps tout à fait semblables ont été découverts chez Eucoccidium par BARDELE. Bien que celui-ci décrive les cristalloïdes dans les "spores mononucléaires" et dans les sporozoïtes intracellulaires du début du cycle infectieux, il affirme qu'ils n'existent pas dans le stade intermédiaire, c'est-à-dire chez le sporozoïte encore enfermé dans le sporoblaste. Nous avons pu constater au contraire qu'ils existent dans le sporozoïte intrasporoblastique de Coelotropha, mais nous n'avons pu le retrouver chez le stade intracellulaire. Le nom de "cristalloïde" a été donné par GARNHAM et Coll. (1962) à une formation cristalline comparable dans l'oocinète de Plasmodium. Jusqu'à présent donc il semble que cet élément s'observe chez des organismes doués de mobilité et peut-être y aurait-il là un rapport à rechercher.

III - DETERMINISME DE L'INFECTION COCCIDIENNE

La Coccidiose est une maladie. Elle résulte de la rupture d'un équilibre entre l'hôte : l'Annélide Polychète, et l'organisme agresseur : la Coccidie, au profit de ce dernier.

Les principaux problèmes que l'on pourra se poser à ce propos sont les suivants :

- Comment s'effectue la propagation de la maladie, autrement dit quelle est la voie suivie par le parasite pour envahir son hôte ?

- L'infection est-elle spécifique, et telle Coccidie est-elle étroitement inféodée à tel hôte bien précis ?

- L'hôte a-t-il des moyens de défense contre cette agression ?

- Quelles sont les interactions entre l'hôte et son parasite : la Coccidie traumatise-t-elle sérieusement le ver et en retour le ver exerce-t-il quelque influence sur le déroulement du cycle de la Coccidie ?

Ces problèmes sont passionnants mais nous n'avons pu en résoudre qu'une partie :

Nous avons pu vérifier chez Amphiglena que la contamination par Myriosporides se fait par voie orale. C'est, parmi notre matériel, l'espèce qui -en raison de sa petite taille- s'est prêtée le mieux à cette étude. Le problème de la spécificité parasitaire ne sera pas abordé. Nous n'avons obtenu aucun résultat lors de nos essais d'infestations croisées, mais cela ne prouve rien. GRELL (1960) a réussi à transmettre à Dinophilus la coccidie de Ophryotrocha. Cette expérience remarquable est la seule de ce genre, à notre connaissance. Il faut noter que curieusement les essais d'infection d'Ophryotrocha par la Coccidie de Dinophilus ont été négatifs.

Nous avons constaté de nombreuses fois que des espèces de Polychètes vivant dans le même habitat que des vers abondamment parasités n'étaient jamais contaminées.

Nous avons pu noter l'existence de moyens de défense de Nereis diversicolor contre Coelotropha.

Enfin nous avons constaté pour deux espèces : Myriosporides et Coelotropha durchoni une étroite corrélation avec leur hôte, et avons tenté d'en éclaircir partiellement le mécanisme chez Coelotropha, expérimentalement.

imperméable. C'est ainsi qu'on trouve fréquemment des sporozoïtes parfaitement normaux à l'intérieur de kystes entourés de telles formations.

Mais les trophozoïtes succombent à l'attaque, littéralement étouffés par les linocytes. Depuis leur périphérie, s'infiltrer vers le centre une substance qui est fortement colorée en bleu par la méthode de CHEVREMONT et FREDERICQ. Cette substance forme d'abord une trame légère puis plus épaisse, découpant des lobes dans le cytoplasme. Elle constitue alors des replis épais et contournés qui envahissent tout le parasite. La substance d'infiltration reste colorée par la méthode de CHEVREMONT FREDERICQ même après contrôle mercurique, ce qui laisse à penser que la coloration n'est pas due à des protéines soufrées. Les Coccidies ne sont pas les seules victimes des linocytes : des corps étrangers, des soies ou des ovocytes subissent des traitements identiques. Thomas (1930) pense que la substance mise en jeu dans ce phénomène serait un "chromolipoïde oxydé à complexe protéique".

Au microscope électronique, on peut suivre au moins les premiers stades de l'accumulation des linocytes autour des trophozoïtes (Pl. LXIV) ; vers la fin du processus, il devient impossible d'obtenir une bonne fixation.

On constate que des amas granuleux denses passent à travers la couche anhiste et pénètrent dans le cytoplasme. La paroi se désorganise, devient simple par endroits ; les villosités se ratatinent dans les cryptes (Pl. LXIV fig. a).

Les mitochondries s'hypertrophient en réaction à cet étouffement ; dans leur matrice devenue énorme existe une substance floconneuse (Pl. LXIV fig. b) ; dans certaines crêtes dilatées se forment des inclusions denses. Le cytoplasme se vacuolise intensément. Dans les vacuoles apparaissent des éléments membranaires enroulés à la façon de formations myéliniques. La Coccidie est de plus en plus désorganisée : son cytoplasme est découpé en territoires irréguliers par des membranes. Des vacuoles se forment autour des grains de paraglycogène. Les linocytes semblent s'insinuer dans la Coccidie et la présence de grains de paraglycogène dans certains tend à montrer qu'ils peuvent phagocyter des fragments du parasite en destruction. A la fin, il ne reste plus qu'un amas informe qui rappelle les images observées en microscopie optique.

C - LES CORRELATIONS HOTE-PARASITE

Parmi les nombreux problèmes posés par le parasitisme, l'un des plus passionnants est celui des corrélations qui peuvent exister entre le cycle vital d'un parasite et celui de son hôte.

Ces corrélations traduisent le haut degré d'adaptation du parasite à un milieu très particulier, et aboutissent à la meilleure conservation possible de sa propre espèce. En effet, le synchronisme entre la phase reproductrice du parasite et celle de son hôte permet une contamination précoce des jeunes larves et assure ainsi une transmission efficace de la maladie.

Les exemples de telles corrélations sont nombreux dans le règne animal. L'explication la plus satisfaisante en est que le parasite serait, directement ou indirectement, sensible à l'action des hormones de son hôte. La méthode expérimentale a parfois permis la vérification de cette hypothèse. Ainsi CLEVELAND (1959-1960) provoque-t-il, par injection d'ecdysone chez la Blatte, la gamétogenèse des Flagellés qu'elle héberge.

Parmi les Sporozoaires parasites d'Invertébrés, qui nous occupent plus spécialement ici, plusieurs sont connus pour suivre étroitement le rythme vital de leur hôte.

C'est le cas en particulier de certaines Grégarines d'Insectes (NOWLIN 1922, CORBEL 1964, ...) ou de Polychètes (HENTSCHEL 1926-1930, CAULLE-RY et MESNIL 1898, BRASIL 1905, CUNNINGHAM 1907, DURCHON et VIVIER 1961-1964). L'influence des sécrétions hormonales des hôtes sur leurs Grégarines a été soupçonnée ou même démontrée (DURCHON et VIVIER 1961-1964).

Nous avons pu déceler de telles corrélations chez deux de nos parasites : Myriosporides et Coelotropha durchoni. Ces deux espèces ne peuvent apparemment boucler leur cycle que dans le coelome de vers matures.

1 - Myriosporides

Parmi les centaines d'Amphiglena que nous avons étudiés ou élevés au Laboratoire, seuls les plus âgés ont montré des grandes Coccidies coelomiques. En coupe histologique, ces vers nous sont apparus comme matures, ou proches de la maturité sexuelle.

Les Amphiglèna sont des Annélides hermaphrodites. A la maturité complète ils renferment à la fois des spermatozoïdes mûrs et d'énormes ovocytes orangés. Les produits génitaux sont localisés dans la zone moyenne du ver : les dix premiers segments sont "asexués" ; puis une vingtaine de segments renferment des spermatozoïdes; parmi eux certains contiennent un ou deux gros ovocytes et enfin les quelques derniers segments postérieurs sont dépourvus de produits génitaux.

Or, non seulement les Coccidies coelomiques n'ont été observées que chez les vers matures ou proches de la maturité, et renfermant au moins des spermatozoïdes mais encore ces Coccidies sont-elles toujours situées dans la zone dite "sexuée" où existent les produits génitaux (Pl. II fig. b). Ces Coccidies ne sont jamais très nombreuses, rarement plus d'une dizaine et le plus souvent quelques-unes. Il y a à ceci une raison bien simple : dès que les parasites deviennent très volumineux ils sont expulsés par le ver, et sur le vivant on peut les voir sortir par les pores latéraux. Alors ils tombent à l'extérieur (Pl. I fig. b). Comme le ver vit dans un tube, les Coccidies ne sont pas disséminées dans l'eau de mer, mais au contraire restent groupées, et peuvent continuer leur développement.

On peut quelquefois trouver ainsi des dizaines de kystes dans un seul tube, le plus souvent les Coccidies rejetées sont en cours de sporogonie, quelquefois il peut s'agir de gamontes, jamais de jeunes trophozoïtes.

Une coupe histologique montre que, dès leur rejet, les parasites sont recouverts par des couches du mucus constitutif du tube qui leur construit ainsi de petites loges où ils pourront facilement terminer leur évolution (Pl. LIX figs b, c). Ces loges sont probablement fragiles car de nombreux parasites existent libres dans la lumière du tube.

Or les Coccidies coelomiques coexistent dans le Ver avec les produits génitaux matures de celui-ci. Ceci aboutit à une émission contemporaine des gamètes du Ver et des Coccidies. Les oeufs d'Amphiglèna éclosent dans le tube maternel et les petites larves s'y développent un certain temps. Dès qu'elles peuvent se nourrir, la première nourriture qu'elles trouvent, dans de nombreux cas, ce sont les kystes coccidiens, qui, mûrs, se résolvent en sporoblastes facilement absorbables par les larves. C'est pourquoi de tout jeunes vers renferment souvent les stades microscopiques.

2 - Coelotropha

Il est très rare de découvrir dans la nature une N. diversicolor atteinte de coccidiose coelomique. Ainsi nos premières recherches furent infructueuses pendant plusieurs mois, malgré l'examen d'environ 2000 vers.

Cette rareté est due au fait que les Nereis ne peuvent être infestées que tout à la fin de leur vie. Les vers malades sont le plus souvent des femelles surmatures à l'aspect très caractéristique, vertes et amincies (les mâles, beaucoup plus rares chez cette espèce peuvent également être atteints). C'est chez un de ces animaux que DEHORNE a découvert la Coccidie en 1930.

La maturité sexuelle naturelle de l'hôte semble réaliser les conditions nécessaires au développement de la Coccidie dans le coelome. Les principales caractéristiques d'un ver mature sont les suivantes :

- Présence de produits génitaux mûrs
- Transformations tissulaires : myolyse, évolution éléocytaire, etc...
- Inactivité cérébrale (DURCHON, HAUENSCHILD).

L'un ou l'autre, ou plusieurs de ces éléments sont susceptibles de provoquer l'apparition du parasite dans le coelome. Nous avons tenté de rechercher parmi eux le facteur responsable, en les dissociant expérimentalement.

Résultats

a) Influence des produits génitaux

Des N. diversicolor femelles d'âge variable ou de jeunes vers encore asexués sont isolés et gardés en élevage à jeun dans de l'eau de mer filtrée, à la température du Laboratoire (15 à 18°) pendant plusieurs mois. La taille de leurs ovocytes a été mesurée au préalable. Parmi elles, plusieurs sont atteintes par la coccidiose coelomique au bout d'un certain temps. Ces résultats sont rassemblés dans le tableau 1 :

Taille des produits génitaux au début de l'expérimentation	Apparition de l'infection au bout de
asexué	80 jours
asexué	95 jours
asexué	95 jours
ovocytes 20 μ	30 jours
20 μ	40 jours
20 μ	95 jours
45 μ	90 jours
45 μ	100 jours
55 μ	40 jours
95 μ	100 jours
100 μ	60 jours
100 μ	100 jours
100 μ	90 jours

Tableau 1 - Délais d'infection coelomique dans un élevage de vers d'âge variable.

Il n'y a apparemment aucun rapport entre la taille initiale des ovocytes, donc l'âge de l'animal, et la vitesse d'apparition de l'infection. Celle-ci peut même se manifester en l'absence de produits génitaux.

Il semble donc que ce ne soit pas l'existence des gamètes mûrs qui naturellement induise la coccidiose coelomique chez un ver mature. Il faut envisager l'action d'autres facteurs.

b) Transformations tissulaires. Rôle de l'histolyse

Lors de la maturité sexuelle des Néréidiens se produit une intense histolyse décrite en particulier par DEHORNE (1924) et DEFRETIN (1949). Cette histolyse atteint tout spécialement le tissu musculaire.

Or nous savons que les germes d'attente de la Coccidie sont nombreux dans ces cellules. Leur libération est sans aucun doute facilitée par la myolyse, soit en raison de la dissociation de la fibre musculaire, soit parce que l'apport des matériaux nutritifs qui en résulte entraîne une croissance rapide du parasite.

A cause probablement du jeûne prolongé qui leur est imposé, les animaux de nos élevages présentent une importante myolyse que l'on peut qualifier de pathologique; elle pourrait expliquer l'apparition précoce du parasite coelomique.

Poursuivant notre étude, nous avons pu cependant comprendre que ce facteur n'est pas le seul responsable.

c) Inactivité cérébrale

Un des caractères dominants de la maturité sexuelle des Néréidiens est l'inactivité du cerveau (démontrée par DURCHON et HAUENSCHILD). Afin de déterminer si cette inactivité est nécessaire au développement de la Coccidie, nous avons cherché à la provoquer artificiellement par divers processus expérimentaux, chez des vers non matures.

α) Expérience d'ablation prostomiale

L'expérience précédente (tableau 1) est répétée chez des vers privés de prostomium. Elle donne les résultats suivants :

Taille des produits génitaux au début de l'expérimentation	:	Apparition de l'infection après
ver asexué	:	20 jours
asexué	:	20 jours
ovocytes 20 μ	:	20 jours
ovocytes 20 μ	:	20 jours
ovocytes 30 μ	:	20 jours
ovocytes 40 μ	:	20 jours
ovocytes 40 μ	:	20 jours
ovocytes 40 μ	:	40 jours
ovocytes 80 μ	:	20 jours

Tableau 2 - Délai d'apparition de la coccidiose coelomique chez des vers déprostomisés d'âge variable.

Nous constatons une nouvelle fois que la présence ou la taille des produits génitaux n'a pas d'influence sur la vitesse de l'infection. Mais surtout il apparaît une telle homogénéité dans les délais d'infection après déprostomisation, qu'il semble indéniable que l'ablation cérébrale ait eu un rôle déterminant dans le développement du parasite.

Toutes ces conditions d'élevage étant identiques (température du laboratoire, isolement des animaux, jeûne, etc...), nous avons étudié comparativement le comportement d'un grand nombre de vers pourvus ou privés de leur cerveau. Le tableau 3 résume les renseignements recueillis :

	Lot 1 : vers déprostomisés (expérience portant sur 100 animaux)		Lot 2 : vers témoins (expérience portant sur 112 animaux)	
	Vers à coccidies coelomiques A	Vers morts sans être infectés A'	Vers à coccidies coelomiques B	Vers morts sans être infectés B'
20 jours	<u>5 %</u>	8 %		2,7 %
30 jours	<u>25 %</u>	33 %	<u>1,8 %</u>	6,2 %
40 jours	<u>32 %</u>	37 %	<u>6,2 %</u>	7,1 %
60 jours	<u>40 %</u>	53 %	<u>8,9 %</u>	39,2 %
90 jours			<u>11,6 %</u>	42,7 %

Tableau 3 - Délais d'apparition de la coccidiose coelomique chez les Nereis privées ou non de leur cerveau. (Résultats exprimés en pourcentages).

Des infections apparaissent dans les deux lots, mais elles sont plus précoces et plus nombreuses dans le groupe des vers déprostomisés. La mortalité est également beaucoup plus forte chez eux. Ces mêmes résultats sont traduits graphiquement dans la figure 1 : la courbe A représente la progression de l'infection chez les vers déprostomisés, la courbe B chez les vers témoins. Les courbes de mortalité A' et B' permettent à chaque instant de "décompter" les vers de chaque série morts -sans avoir ou avant d'avoir- développé l'infection et qu'on ne peut donc prendre en considération.

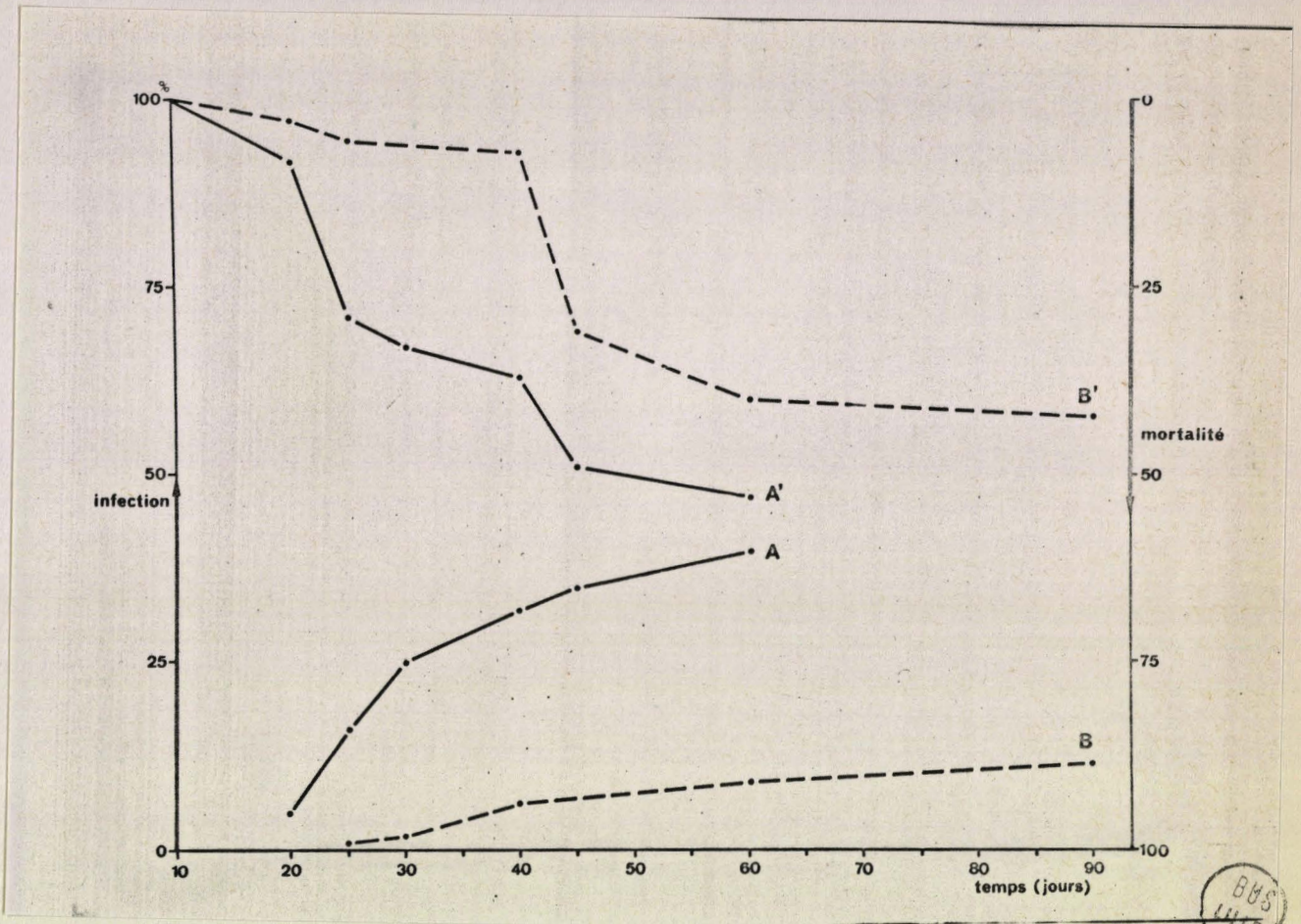


Fig. 26 : Progressions comparées de la Coccidiose et de la mortalité dans des élevages de Nereis pourvues ou privées de cerveau.

La coccidiose apparaît un peu plus tôt et progresse beaucoup plus rapidement parmi les vers déprostomisés. Cette progression de l'infection qui évoque un processus de croissance est représentée en coordonnées semi-logarithmiques dans la figure 27 . (Pour ne pas surcharger la figure nous n'avons reporté qu'une seule courbe de mortalité, celle du lot déprostomisé, à titre indicatif).

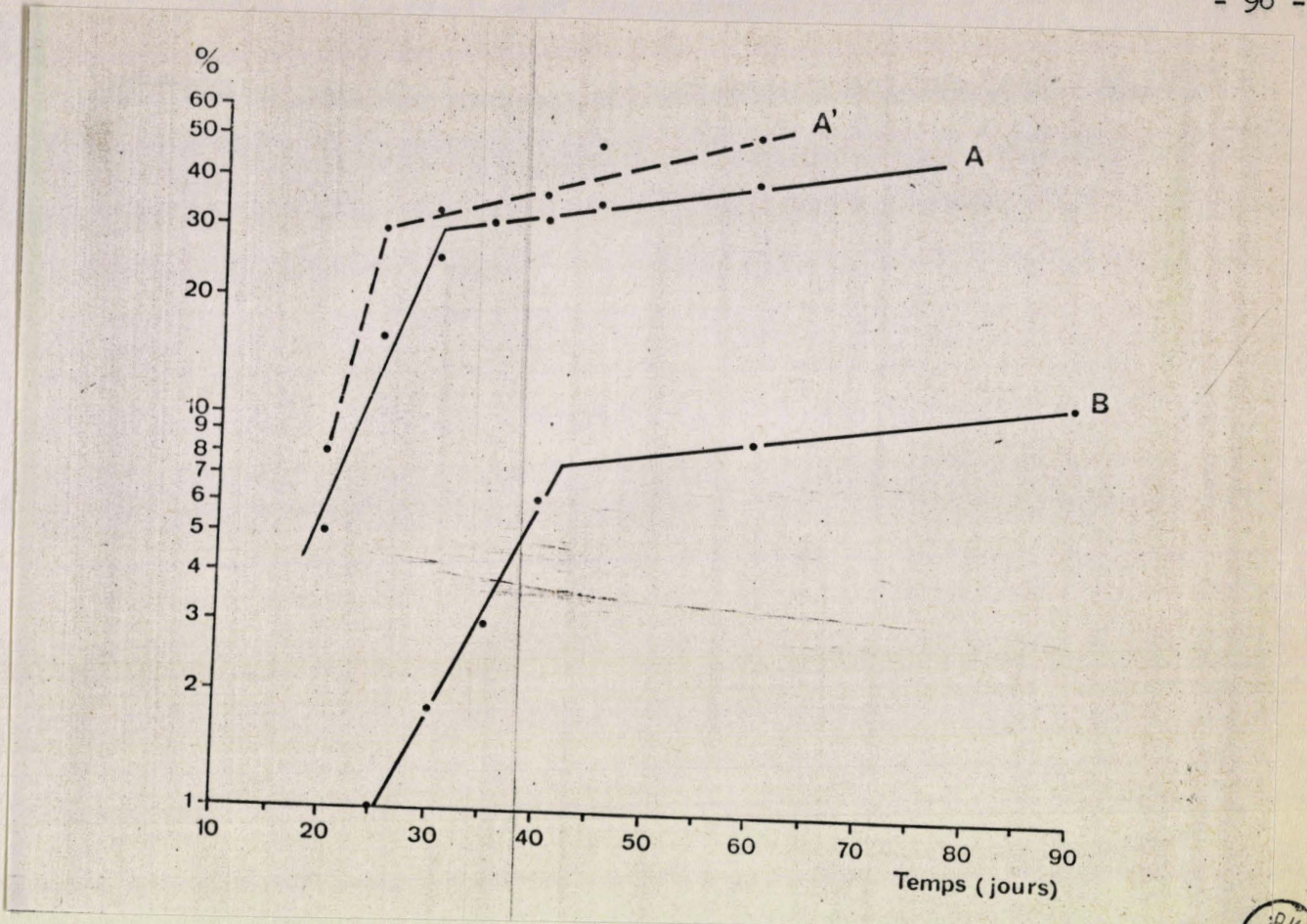


Fig. 27 : Représentation des mêmes résultats en coordonnées semi-logarithmiques.

Ce mode de représentation met en évidence de façon encore plus nette l'action accélératrice de l'ablation prostomiale sur la coccidiose.

Il suscite de plus une autre constatation : il est frappant de noter à quel point les deux courbes A et B sont semblables. Dans les deux lots l'infection progresse en deux étapes distinctes. Pendant une première période, d'environ dix jours, la coccidiose atteint presque les $\frac{3}{4}$ des vers qui, dans chaque lot, seront malades au cours de l'expérimentation. Puis le processus se ralentit très sensiblement (il faut noter que la mortalité -courbe A'- suit la même évolution). (Il n'est pas possible d'imputer cette dualité à l'existence des deux types de vers, les uns à coccidiose "rapide", les autres à coccidiose "lente"). En effet, si les vers du lot témoin avaient subi l'ablation prostomiale, leur infection en aurait été accélérée. Dans les 30 % des vers à "infection rapide" après déprostomisation

on retrouverait donc au moins les 11,6 % des vers qui sont infectés au bout de 90 jours dans le lot témoin, c'est-à-dire à la fois des vers "rapides" et des vers "lents").

Par contre, il est possible d'invoquer une autre hypothèse : la coccidiose en tant que manifestation pathologique apparaît lorsque l'équilibre entre l'organisme et le parasite est rompu au profit de celui-ci. Il est probable que les conditions d'élevage, fort éloignées des conditions naturelles (température, éclairage, salinité différents, jeûne prolongé, etc...), contribuent, par l'affaiblissement de l'hôte, à la rupture de cet équilibre.

Tout se passe comme si, au début de leur élevage, les vers passaient par une phase critique, pendant laquelle coccidiose et mortalité font le plus de ravages, puis trouvaient un relatif équilibre et une vulnérabilité moins grande.

L'ablation prostomiale entraîne une accélération importante de ces phénomènes, ce qui permet de supposer que normalement le cerveau se comporte comme un inhibiteur de la coccidiose.

Il reste à expliquer comment la maladie peut apparaître parmi les vers témoins qui ont encore leur cerveau en place.

B) Expérience de section en deux tronçons

Afin de vérifier si l'accélération de l'infection observée chez les vers privés de cerveau n'était pas imputable au choc opératoire ou à un choix malencontreux et involontaire des animaux, nous avons procédé à une expérience simple : les Nereis sont sectionnées en deux tronçons. Chacun de ces tronçons subit le même traumatisme ; les parties antérieures, qui continuent d'évoluer avec leur cerveau constituent le lot témoin idéal.

La survie des tronçons postérieurs est d'autant meilleure que la section est plus caudale et que le ver est plus jeune ; nous avons donc utilisé la plupart du temps de petites Nereis asexuées.

Sur environ 500 animaux traités, à peine la moitié possédait encore les deux tronçons vivants après un mois d'expérimentation. Parmi eux 61 vers manifestèrent la coccidiose avant la disparition d'un de leurs tronçons. Ce sont donc les seuls dont nous ferons état. Les résultats apparaissent dans le tableau 4.

(Nombre de vers ayant montré			
(la coccidiose alors que leurs			
(2 tronçons étaient encore			
(en vie.....	61		
(A) Cas où la partie postérieure		(12 cas après 20 jours	
(est infectée alors que la partie		(13 " " 30 "	
(antérieure correspondante est		(17 " " 40 "	
(indemne.....	52	(10 " " 50 "	
(B) Cas où la partie antérieure			
(est seule infectée.....	0		
(C) Cas où les deux tronçons		(3 cas après 30 jours	
(sont simultanément infectés.....	9	(4 " " 40 "	
((2 " " 50 "	

Tableau 4 - Apparition de la coccidiose chez des tronçons postérieurs et antérieurs évoluant séparément.

Dans la plupart des cas, les parties postérieures sont atteintes avant les parties antérieures, ce qui montre le rôle inhibiteur du cerveau.

Nous avons pu parfois suivre assez longtemps les parties antérieures homologues de ces tronçons postérieurs infectés jusqu'à ce qu'elles manifestent à leur tour la coccidiose coelomique :

	Infection partie postérieure	Infection partie antérieure	Retard
Cas 1	20 jours	62 jours	42 jours
Cas 2	20 jours	66 jours	46 jours
Cas 3	20 jours	66 jours	46 jours
Cas 4	40 jours	80 jours	40 jours

Tableau 5 - Délais d'infection comparés chez des tronçons homologues.

Les parties antérieures sont infectées avec un grand retard (Nous ne saurions tirer de conclusions de l'apparente homogénéité de ces retards chez les tronçons antérieurs en raison du faible nombre de ces résultats).

Dans quelques cas, des parties antérieures sont infectées en même temps que leur homologue postérieur. Or les 2 parties ne diffèrent que par la présence d'un cerveau dans l'une d'elles. Pourtant l'une comme l'autre doivent offrir au parasite les mêmes conditions de milieu. Il faut donc supposer que l'activité du cerveau de la partie antérieure est faible, peut-être nulle.

Cette interprétation peut s'étendre aux vers témoins infectés malgré la présence du cerveau dans l'expérience précédente. Dans l'un et l'autre cas il est probable que l'activité cérébrale a été perturbée par l'affaiblissement général du ver consécutif aux conditions anormales d'élevage.

On conçoit dès lors que la coccidiose puisse apparaître même chez des vers témoins ou des parties antérieures, munis de leur cerveau, mais de façon beaucoup plus étalée dans le temps que lors de la brutale ablation prostomiale. La diminution de l'activité cérébrale est alors plus progressive.

Nous avons d'ailleurs constaté que l'ablation prostomiale entraîne l'apparition massive et simultanée des Coccidies dont le développement se poursuit de façon synchrone. Au contraire les parasites ne colonisent que peu à peu le coelome d'un ver témoin.

BUS
LILLE

Y) Expérience d'implantation de cerveaux :

A titre de contre-expérience nous avons pratiqué dans le coelome de vers déprostomisés l'implantation immédiate de cinq cerveaux fraîchement prélevés sur des animaux de la même espèce. L'évolution de ces Nereis est comparée à celle de vers simplement déprostomisés (tableau 6). Les deux séries sont élevées à la température de 14° C. La présence effective des cerveaux implantés est contrôlée par l'examen des vers par transparence à la loupe binoculaire, ou par l'histologie.

Temps d'expérimentation	Vers déprostomisés		Vers déprostomisés	
	33 survivants à 25 jours d'expérience		+ implantation de cerveaux	18 survivants après 25 jours
	morts		morts	
	non infectés	infectés	non infectés	infectés
25 jours		<u>6</u>		1 (♂ mûr)
30 jours	0	<u>18</u>	2	-
30 jours	0	<u>21</u>	5	-
55 jours	2	<u>25</u>	8	-

Tableau 6 - Effet de l'implantation de cerveaux sur la coccidiose coelomique, chez des vers déprostomisés.

Une seule infection est apparue parmi les vers ayant reçu l'implantation de cerveaux ; or il s'agissait d'une Nereis mâle mature, contenant des spermatozoïdes. Ce cas peut donc être éliminé car l'implantation avait probablement été réalisée trop tard pour être utile.

Mis à part ce cas douteux, il est frappant de constater qu'aucun des vers ayant subi l'implantation n'est atteint par la coccidiose coelomique.

Cinq cerveaux artificiellement greffés sont donc plus efficaces à bloquer l'infection que le seul cerveau en place.

D'autre part, le fait que des cerveaux déconnectés soient actifs démontre que leur influence doit s'exercer par l'intermédiaire d'une substance humorale.

L'inversion des résultats des expériences de section en deux tronçons a pu être obtenue de la même façon : des animaux coupés en deux et ayant reçu une implantation de cerveaux dans la partie postérieure tandis que la partie antérieure était déprostomisée, ont développé la coccidiose uniquement dans la partie antérieure.

d) Influence de la température

Les résultats précédents ont montré que normalement le cerveau actif protège la Nereis contre l'infection coccidienne coelomique.

Cette infection est au contraire favorisée par les conditions d'élevage au laboratoire qui semblent créer chez le ver un affaiblissement propice au développement de la maladie.

Les conditions d'élevage sont anormales par de nombreux points, qu'il serait intéressant d'analyser séparément. Une des principales anomalies introduites est l'utilisation de températures beaucoup plus élevées que celles qui existent dans la nature.

Ces températures excessives entraînent sans aucun doute des désordres métaboliques, accélèrent les réactions, finalement exacerbent tous les phénomènes (histolyse, réduction de l'activité cérébrale, etc...) et facilitent ainsi la coccidiose coelomique.

La comparaison entre l'évolution d'un lot de vers à 18° et celle d'un lot à 6° le démontre bien :

Temps d'ex- périmentation	:Vers à 18° (étude sur 69 animaux):		:Vers à 6° (étude sur 46 animaux)	
	: vers à coelomiques	: vers morts non infectés	: vers à coelomiques	: vers morts sans être infectés
30 jours	1,4 %	10,1 %	0 %	
40 jours	4,3 %	18,8 %	0	
60 jours	8,7 %	24,5 %	0	15,2 %
90 jours	15,9 %	37,7 %	0	17,4 %
100 jours	20,3 %	40,6 %	0	21,7 %
180 jours	21,7 %	55,1 %	0	41,2 %
360 jours			0	58,6 %

Tableau 7 - Vitesse d'apparition de la coccidiose à des températures différentes (résultats exprimés en pourcentages).

Nous ne reviendrons pas sur le comportement des vers à 18° C. Ce qui est le plus intéressant c'est que la température de 6° C semble incompatible avec l'apparition de l'infection. Il suffit de remettre ces vers à 18° C pour que la coccidiose se développe de la façon habituelle.

Des vers déprostomisés gardés à 6° C sont encore indemnes même après 100 jours, résultat qui peut paraître surprenant.

Il est probable que de basses températures inhibent l'apparition de la coccidiose par le ralentissement des réactions métaboliques.

Nous n'avons pu encore suivre l'évolution des Nereis avec ou sans cerveau placées à des températures variant de degré en degré. La zone thermique utilisable est d'ailleurs réduite : vers les basses températures, la coccidiose est inhibée et vers les hautes la survie est mauvaise.

DISCUSSION

Nous avons pu noter que Myriosporides comme Coelotropha durchoni semblent ne pouvoir boucler leur cycle biologique que dans le coelome d'un ver mature. Myriosporides est transmise à son hôte par la voie buccale. Il est probable qu'il en est de même pour Coelotropha.

Dans les deux cas les jeunes parasites se logent dans des cellules coelomiques où ils restent en attente jusqu'à la maturité du ver. Ceci explique en particulier l'apparition de la maladie dans des tronçons postérieurs des Nereis sectionnées, manifestement incapables de se nourrir.

Ceci permet d'exclure l'hypothèse selon laquelle la coccidiose se développerait facilement au laboratoire par contagion, en raison du mode d'élevage. D'ailleurs le mode de vie naturel des N. diversicolor les expose certainement plus à la contamination que les élevages en bocaux individuels.

Dans la nature les kystes coccidiens sont disséminés en même temps que les produits génitaux du ver et les jeunes Nereis et les jeunes Amphiglana peuvent s'infecter très tôt. Le pourcentage des Nereis diversicolor infectées est très élevé dans les stations que nous avons prospectées : en effet tous les vers surmatures récoltés étaient atteints par la maladie.

Coccidiose coelomique et maturité sexuelle

Nous avons vu que ces deux manifestations, synchrones dans la nature, pouvaient être facilement dissociées dans les conditions expérimentales.

La présence des produits génitaux matures n'est nullement indispensable au développement de la coccidiose coelomique. Ce sont en fait deux conséquences indépendantes d'une même cause.

Il est possible cependant que les conditions d'ordre métabolique, comme la composition chimique du liquide coelomique, aient une certaine influence sur la croissance du parasite. Nous avons cru remarquer que les kystes coccidiens formés dans de petits vers asexués sont nettement plus petits que ceux issus de grosses Nereis.

La coccidiose "expérimentale"

Il est certain que les conditions d'élevage créent un terrain favorable au développement de la coccidiose coelomique. Il y a probablement une diminution importante de la résistance du ver, particulièrement pendant une période couvrant un peu plus d'un mois, qui voit le plus grand nombre de cas de maladie et de mortalité. Les conditions physicochimiques dans les élevages sont fort différentes de celles qui existent naturellement. Le jeûne prolongé infligé aux animaux joue certainement un grand rôle dans cet affaiblissement ; il entraîne une myolyse importante qui facilite sans doute la libération des germes intramusculaires. La température relativement élevée accélère les processus métaboliques.

Ces différents facteurs agissent très probablement sur le cerveau lui-même pour diminuer son activité.

Les Amphiglena ne montrent pas plus de Coccidies coelomiques au laboratoire que dans la nature. C'est que chez ces vers se pose un problème de volume. Le parasite au terme de sa croissance est tout à fait énorme par rapport à l'hôte et est régulièrement expulsé au delà d'une certaine taille. C'est pourquoi la coccidiose est toujours peu importante.

L'inhibition cérébrale

Le cerveau et les mécanismes de défense

Nous avons vu qu'il arrive que les individus de Coelotropha soient englobés dans un fourreau de plus en plus épais constitué par l'empilement de linocytes, et finissent par dégénérer.

Ce phénomène atteint fréquemment les Coccidies au début de leur apparition chez les vers témoins, mais devient la plupart du temps inefficace lorsque les parasites augmentent en nombre. Parfois cependant les réactions de défense l'emportent : c'est le cas (rare) où les parasites apparaissent dans le coelome trop tôt (sans doute en raison de la myolyse) alors que l'activité cérébrale est encore forte (ainsi que le démontre la présence de produits génitaux mâles immatures).

Il est possible -mais cela reste à démontrer- que l'activité du cerveau soit nécessaire au déroulement des réactions de défense, ainsi que semble l'indiquer l'expérience suivante :

Une Nereis abondamment infectée est sectionnée en deux tronçons. Le tronçon caudal est alors greffé sur une jeune ver fraîchement récolté et intact, de manière à ce que leurs cavités générales communiquent. * Dix jours après tous les parasites sont englobés par des linocytes et sont en voie de dégénérescence : la coccidiose est entièrement jugulée. La plupart des ovocytes du greffon ont subi le même sort (le porte greffe est du sexe mâle).

Nature de l'inhibition

Depuis les travaux de DURCHON, on sait que le cerveau des Néréidiens inhibe l'épitoquie et la maturité génitale mâle par l'intermédiaire d'un facteur hormonal.

Il semble probable que le facteur inhibiteur de la coccidiose coelomique de Nereis diversicolor soit également de nature hormonale puisque nous avons vu que des cerveaux implantés se montrent actifs. La question est de savoir si le parasite est capable de "capter" directement à ses propres fins le message hormonal transmis par l'hôte, comme CLEVELAND l'envisage dans le cas de Flagellés de la Blatte, ou si l'hormone n'a qu'une incidence indirecte en agissant sur la composition du milieu intérieur. Ce problème sera peut-être délicat à résoudre car il est moins aisé semble-t-il de définir une action inhibitrice qu'une action stimulatrice.

Effets de la levée de l'inhibition

L'arrêt de la sécrétion hormonale cérébrale des Néréidiens, qu'elle soit naturelle, lors de la maturité sexuelle, ou provoquée artificiellement, est accompagnée d'une intense activité nucléaire dans les tissus du ver ; il se produit une véritable "explosion mitotique" (DURCHON 1952). Il y a divisions des spermatides, reprise spectaculaire de la croissance du noyau ovocytaire, augmentation des synthèses d'A.R.N. dans les ovocytes, dans l'épiderme... (DHAINAUT 1964, DURCHON-BOILLY 1964).

Il n'est pas invraisemblable que les Coccidies réagissent à la levée

* Cette expérience a été effectuée avec la collaboration de Madame Y. BOILLY-MARER.

de l'inhibition céphalique au même titre que les tissus ou les gamètes du ver. Ainsi les phénomènes de divisions nucléaires de la gamétogenèse et de la sporogonie se produiraient-ils lors de l'"explosion mitotique" et l'augmentation des synthèses d'A.R.N. expliquerait l'intense métabolisme qui accompagne l'énorme et rapide croissance des trophozoïtes.

Une observation semble venir à l'appui de cette hypothèse. Nous avons remarqué le comportement aberrant de Coccidies apparues prématurément dans le coelome d'un ver mâle non mature : les trophozoïtes étaient anormaux, boursoufflés, au cytoplasme hétérogène, et la gamétogenèse ne survint qu'après un retard de 21 jours sur la durée normale du cycle. Fait remarquable, le ver était alors devenu mature, possédant des spermatozoïdes, indice de l'inactivité cérébrale. Apparemment il semble que la gamétogenèse du parasite n'a pu se produire qu'en l'absence totale de la sécrétion cérébrale.

Comparaison avec le comportement d'autres Sporozoaires de Polychètes

L'évolution de Coelotropha rappelle celle de la Grégarine Diplauxis hattii, hôte de Perinereis cultrifera. Ce parasite, également libre dans le liquide coelomique effectue sa gamogonie au moment où son hôte subit la transformation hétéronéridienne. DURCHON et VIVIER ont montré que l'ablation prostomiale provoque à la fois l'épitoquie de l'hôte et la reproduction du parasite. Au contraire un nouvel apport d'hormone inhibe la gamogonie de la Grégarine. La reproduction de Diplauxis est donc également bloquée par l'hormone cérébrale inhibitrice.

En 1926, HENTSCHEL émettait à propos de la Gonospora d'Audouinia tentaculata une opinion très voisine et tout à fait remarquable pour l'époque. La Grégarine, elle aussi coelomique, effectue sa reproduction au moment de la maturité du ver et de plus seulement dans la zone sexuée de celui-ci. HENTSCHEL écrit : "it looks as though the nucleus cannot divide except under the correct environmental stimulus, and that some substance is necessary to cause this and so lead the way to sporocyst formation". L'auteur soupçonne l'existence d'une substance "something analogous to a hormone", sécrétée par les glandes, ou présente au moment de leur maturité, qui, agissant sur les Grégarines provoquerait leur association et leur reproduction. Si l'on excepte le fait que

HENTSCHEL évoque l'action d'une hormone et qu'au contraire, en raison des travaux sur l'endocrinologie des Néreidiens nous envisageons la cessation d'un blocage hormonal, il y a dans ce travail ancien toutes les hypothèses que nous ont suggéré de nombreuses expériences.

Plusieurs autres Grégarines, coelomiques elles aussi, sont connues pour sporuler lors de la maturité sexuelle du Polychète qui les héberge.

Le comportement de Myriosporides qui se développe dans le voisinage des éléments germinaux dans le coelome d'Amphiglena mediterranea à maturité semble analogue.

Ces Sporozoaires se reproduisent donc naturellement en même temps que leur hôte, et sont disséminés avec les produits génitaux de celui-ci. Lorsque les cellules sexuelles sont localisées à certains segments du ver, ces parasites se développent au même endroit. Il est intéressant de noter qu'ils sont tous coelomiques, et finalement se comportent comme de véritables "gamètes d'adoption" du ver.

IV - RESUME ET CONCLUSIONS

Les cycles biologiques de Myriosporides amphiglenae, Coelotropha vivieri, Defretinella eulaliae ont été établis. Ceux de Coelotropha durchoni Vivier et Henneré, Angeiocystis audouinia BRASIL ont pu être complétés.

La phase de schizogonie caractéristique des cycles Coccidiens semble absente chez ces parasites.

Les premiers stades du développement sont intracellulaires. L'étude cytologique et ultrastructurale a été effectuée pour trois espèces : Myriosporides, Angeiocystis et Coelotropha durchoni. Le jeune parasite arqué est alors limité par trois membranes élémentaires interrompues en un endroit au moins par le micropore. Des mitochondries, des éléments du reticulum endoplasmiques en relation avec l'appareil de Golgi, quelques vacuoles, des inclusions lipidiques, des grains de paraglycogène sont présents dans le cytoplasme. Chez Myriosporides tous les dictyosomes de la cellule sont rassemblés en une zone circulaire encerclée par une formation ergastoplasmique, à l'avant du noyau.

La zone dite "antérieure" du parasite est hautement différenciée : des ornements annulaires des membranes ornent la protubérance apicale ; des fibres tubulaires longitudinales s'insèrent sur un collier antérieur ; des formations tubulaires, d'autres représentées sur les images par de multiples sections très denses, au contenu vésiculeux occupent la plus grande partie du cytoplasme.

Le noyau dont la membrane est percée de pores contient un ou deux (Myriosporides) nucléoles.

L'étude cytologique et ultrastructurale des autres stades du cycle a été réalisée chez Coelotropha durchoni.

Le trophozoïte est caractérisé par la complexité croissante de sa paroi et par l'accumulation d'importantes réserves.

La paroi, percée de nombreux micropores, se déprime en cryptes tourmentées, alors qu'apparaît à l'extérieur une couche de plus en plus épaisse, polysaccharidique, la "couche anhiste", qui est peut-être une variété de "glycocalyx" (BENNETT 1963).

Les réserves sont essentiellement constituées de paraglycogène. Il est possible que les mitochondries jouent un rôle dans la synthèse des petits

grains de paraglycogène, qui fusionnent ensuite.

Le système vacuolaire est très développé. Les plus grandes vacuoles sont d'origine ergastoplasmique. Elles confluent pour former de grandes lacunes. On ne les observe plus chez le gamonte femelle, ce qui laisse supposer qu'elles sont rejetées à l'extérieur.

A l'approche de la maturité, certains remaniements affectent le parasite :

- disparition des lacunes vacuolaires
- apparition de plaquettes pyroninophiles
- extrusions nucléolaires
- perte de la "couche anhiste" lors du phénomène "d'exuviation".

Après de multiples divisions nucléaires qui aboutissent à des guirlandes de noyaux périphériques, le gamonte mâle "perle" des gamètes.

Ce processus a été suivi en microscopie électronique, qui a pu apporter quelques précisions sur la structure du noyau au réseau chromatinien dense, de la mitochondrie gonflée, des flagelles qui naissent sur des cinéto-somes orthogonaux, de l'organite supposé "perforateur".

La structure fine du microgamète a été décrite ; sa mitochondrie montre de nombreux longs tubules.

La fécondation a été surtout étudiée sur le vivant. Des observations sur l'attraction des gamètes mâles par les gamètes femelles exuviés et sur leur "paralysie" dans la zone proche de ce gamète laisse supposer l'existence de substances sexuelles comparables à celles des Métazoaires.

Les sporoblastes se forment par l'isolement de masses cytoplasmiques uninucléées grâce à la confluence de vésicules alignées.

La paroi du sporoblaste devient complexe : sous une couche épaisse limitée par deux membranes élémentaires s'étale une croûte dense à striation périodique. Une ligne argyrophile observée sur les sporocystes in toto matérialise la zone de déhiscence ; en microscopie électronique cette ligne montre en coupe une structure dite "en champignon" dont le "pied" traverse la couche striée.

La formation des sporozoïtes est décrite sur le vivant ; elle est difficile à suivre en microscopie électronique. Il semble que les sporozoïtes

s'individualisent au sein même de la masse cytoplasmique.

Des transformations importantes affectent le sporoblaste : des inclusions nouvelles apparaissent, les mitochondries se vacuolisent, le paraglycogène et les lipides semblent être dégradés. Chaque sporozoïte contient un "cristalloïde" qui a peut être pour origine les granules denses répartis en vastes zones dans le sporoblaste.

Enfin, il a été montré que Myriosporides, et Coelotropha durchoni ont un cycle étroitement rythmé par celui de leur hôte, ce qui aboutit à la reproduction simultanée de l'hôte et de son parasite. L'étude expérimentale réalisée chez Nereis diversicolor tend à établir que le parasite coelomique est sensible à l'action des neurosécrétions de l'hôte.

L'étude biologique, cytologique et ultrastructurale de ces quelques Coccidies est intéressante à de nombreux points de vue. Elle pose des problèmes propres aux Coccidies et aux Sporozoaires ou communs aux Protozoaires, comme des problèmes de cytologie générale ou de biologie.

Parmi les problèmes propres aux Coccidies la question de l'absence de schizogonie dans le cycle n'est pas définitivement réglée, bien qu'elle soit probable. Ce fait devrait entraîner une révision de la systématique des Coccidies, déjà proposée par GRELL (1953).

Certaines questions concernent tous les Sporozoaires : ainsi la structure fine des premiers stades de l'évolution des Coccidies des Polychètes montre-t-elle une indéniable parenté non seulement avec les stades comparables d'autres Coccidies (Eucoccidium, Eimeria, Plasmodium) mais encore de Grégarines ou d'autres parasites comme les Toxoplasmes, ou Babesia, Besnoitia, etc... Cette constatation renforce considérablement l'unité des Sporozoaires.

Les micropores pelliculaires existent à tous les stades de Sporozoaires étudiés en microscopie électronique. Leur rôle dans la nutrition, démontré par certains auteurs n'a pu être clairement établi ici. Il est possible que chez le trophozoïte de Coelotropha le micropore soit le siège de phénomènes de pinocytose. Sa présence en groupes localisés en des endroits précis sous des parois kystiques de gamontes ou de sporoblastes suggère une intervention dans d'autres phénomènes que ceux de la nutrition.

Le paraglycogène est une réserve caractéristique des Sporozoaires. Plusieurs auteurs lui attribuent une origine ergastoplasmique (SCHOLTYSECK, VOLKMANN). L'observation de l'association avec des mitochondries chez Coelotropha est pour l'instant unique. Des recherches enzymatiques s'imposent à ce sujet.

Parmi les nombreuses questions intéressant les Protozoaires les plus discutées sont celles de la locomotion et de la nutrition.

Les Coccidies des Polychètes sont mobiles à deux stades : celui du sporozoïte et celui du gamète mâle. Les déplacements du gamète mâle s'expliquent aisément par l'existence de deux longs flagelles. Les organites à qui l'on peut le plus vraisemblablement attribuer une fonction dans la mobilité du sporozoïte, sont les fibres tubulaires sous-pelliculaires, au sujet desquelles de nombreux auteurs ont discuté. Le gamète mâle en possède aussi, ce qui lui confère probablement sa plasticité.

Les Coccidies ne possèdent pas de zone spécialisée dans la nutrition comme le cytostome des Ciliés ou le mucron des Grégarines.

Nous n'avons pas surpris de phénomènes de phagocytose chez Coelotropha durchoni comme cela existe chez les Plasmodium, au niveau des micropores. Le mode de vie du trophozoïte de Coelotropha est d'ailleurs très différent puisqu'il se nourrit de liquide coelomique et non du cytoplasme d'une cellule. Il faut admettre que le trophozoïte se nourrit par toute sa paroi, avec des zones de pinocytose différenciées au niveau des micropores, la couche anhiste jouant un rôle d'adsorption comme le glycocalyx des Amibes.

Comme tous les Protozoaires, les Coccidies des Polychètes constituent un matériel de choix pour les études cytologiques.

Les recherches sur le noyau n'en sont encore qu'à leur début, mais déjà VIVIER a pu en déduire d'importantes notions sur la structure des pores nucléaires.

La question de la détection des A.D.N. dans le noyau du trophozoïte qui affecte également certains ovocytes de Métazoaires reste entière.

Il importerait de mieux connaître le mécanisme des divisions nucléaires qui semble être original : la membrane du noyau en division ne disparaît pas, le rôle du centrosome n'est pas évident.

Les relations entre l'appareil de Golgi et l'ergastoplasme sont constantes chez ces Coccidies ; elles posent le problème de la nature et du sens des échanges. Leur étude est susceptible d'apporter d'intéressantes précisions sur le fonctionnement de ces organites.

Les variations structurales des mitochondries selon le stade d'une même espèce, en rapport avec les variations de l'activité mériteraient d'être approfondis.

La sexualité des Coccidies de Polychètes pose d'intéressants problèmes biologiques. La fécondation montre des ressemblances avec celle des Métazoaires. L'existence de l'exuviation des gamontes à maturité, observée chez Coelotropha durchoni et Myriosporides est un phénomène qui n'a à notre connaissance pas de correspondant dans le règne animal.

L'adaptation à la vie parasitaire des Coccidies coelomiques est poussée au point qu'ils ont d'étroites corrélations avec leur hôte. La simultanéité des phases de reproduction de l'hôte et du parasite semble réglée par les mêmes facteurs hormonaux. Les Coccidies de Polychètes, à la suite de certaines Grégarines d'Invertébrés ou les Flagellés de Cryptocercus etc... offrent donc une nouvelle démonstration de la sensibilité des Protozoaires parasites aux hormones de leur hôte.

BIBLIOGRAPHIE

I	Ouvrages généraux et articles de synthèse	p. 114
II	Sporozoaires.....	p. 115
	A- Cycles biologiques et Cytologie optique.....	p. 115
	B- Ultrastructure.....	p. 121
	C- Physiologie - Corrélations avec le cycle de l'hôte.....	p. 134
III	Autres Protozoaires.....	p. 137
IV	Cytologie ultrastructurale.....	p. 141
V	Polychètes.....	p. 146
VI	Techniques.....	p. 147

BIBLIOGRAPHIE

I - OUVRAGES GENERAUX ET ARTICLES DE SYNTHESE

- 1 - BAER J.G., 1946 - Le parasitisme.
Masson et Cie Editeurs.
- 2 - BEAMS H.W., ANDERSON E., 1961 - Fine structure of Protozoa.
Ann. Rev. of Microbiol. 15, 47-68.
- 3 - DAVIES S.F.M., JOYNER L.P., KENDALL S.B., 1963 - Coccidiosis.
Edinburgh and London. Oliver and Boyd.
- 4 - GALLIEN L., 1961 - Le parasitisme.
"Que sais-je ?" n° 117. Presses universitaires de France.
- 5 - GARNHAM P.C.C., 1966 - Locomotion in the parasitic Protozoa.
Biol. Rev., 41, 561-586.
- 6 - GRASSE P.P., 1952 - Traité de Zoologie I, fasc. II.
Masson et Cie Ed., Paris.
- 7 - GRIMSTONE, 1966 - Structure and function in Protozoa.
Ann. Rev. of Microbiol., 20, 131-150.
- 8 - LAMY L., 1961 - Des Eimeria aux Plasmodium. Adaptation et évolution des formes intestinales aux formes essentiellement sanguicoles. Signification des éléments exocrythrocytiques.
Biol. Med. Fr., 50, 219-50.
- 9 - LEVINE M.D., 1961 - Problems in the systematics of the "Sporozoa".
J. Protozool., 8, 442-451.

- 10 - LEVINE N.D., 1963 - Coccidiosis.
Ann. Rev. Microbiol. U.S.A., 17, 179-98.
- 11 - PITELKA D.R., 1963 - Electron microscopic structure of Protozoa.
Intern. Ser. Monographs on pure and applied Biol., Pergamon Press.

II - SPOROZOAIRES

A - Cycles biologiques et Cytologie optique

- 12 - BELAR K., 1926 - Zur Cytologie von *Aggregata eberthi*.
Archiv. Protistenk., 53, 312-325.
- 13 - BEYER T.V., OVCHINNIKOVA L.P., 1964 - A cytophotometrical investigation of the RNA content in the course of macrogametogenesis in two rabbit intestinal coccidia *Eimeria magna* and *E. intestinalis*.
Acta Protozool., 2, 329-337.
- 14 - BEYER T.V., OVCHINNIKOVA L.P., 1966 - A cytophotometrical investigation of the cytoplasmic RNA content in the course of oocyst formation in the intestinal rabbit coccidia *Eimeria intestinalis* Cheissin 1948.
Acta Protozool., IV, 75-80.
- 15 - BRASIL L., 1904 - Sur une Coccidie nouvelle, parasite d'un Cirratulien.
C.R.A.S., 139, 645-646.
- 16 - BRASIL L., 1905 - Recherches sur la reproduction des Grégarines monocystidées
Archiv. Zool. exp., 4e sér., 17-38.
- 17 - BRASIL L., 1909 - Documents sur quelques Sporozoaires parasites d'Annélides.
Archiv. Protistenk., 70, 107-142.
- 18 - CANNING E.U., 1962 - Sexual differentiation of merozoïtes of *Barrouxia schneideri* (Butschli.).
Nature, G.B., 195, 4842, 720-1.

- 19 - CAULLERY M., MESNIL F., 1898 - Sur une Grégarine coelomique présentant dans son cycle évolutif une phase de multiplication asporulée.
C.R. Soc. Biol., 5, 10e ser., 65-68.
- 20 - CHALLEY J.R., BURNS W.C., 1959 - The invasion of the Cecal Mucosa by E. tenella Sporozoites and their transport by Macrophages.
J. Protozool., 6, 3, 238-241.
- 21 - CHATTON E., 1920 - Sur un complexe xéno-parasitaire morphologique et physiologique.
C.R.A.S. Paris, 171, 55-57.
- 22 - CHATTON E., 1937 - Un nouvel élément de la structure des Sporozoaires : l'argyrome.
C.R.A.S., 204, 633-637.
- 23 - CHATTON E., VILLENEUVE E., 1936 - Le cycle évolutif de l'Eleutheroschizon duboscqui Brasil. Preuve expérimentale de l'absence de schizogonie chez cette forme et chez la Siedleckia Caulleryi.
C.R.A.S., 203, 833-836.
- 24 - CHEISSIN E.M., 1959 - Cytochemical investigations of different stages of the life cycle of Coccidia of the rabbit.
Proc. XV Intern. Congress of Zool., 713-716.
- 25 - CUNNINGHAM J.T., 1907 - On the Kalpidorhynchus arenicolae, a new Gregarine, parasitic in Arenicola ecaudata.
Archiv. Protist., 10, 129-215.
- 26 - DEHORNE A., 1930 - Sur l'Aggregata de Nereis diversicolor et sur l'infestation normale de l'épiderme annélidien par les Sporozoites.
C.R. Soc. Biol., 103, 665-668.

- 27 - DEHORNE A., 1930 - Présence d'éléments du type sporozoïte d'Aggregata dans les divers tissus des Polychètes.
C.R. Soc. Biol., 103, 959-961.
- 28 - DEHORNE A., 1934 - Mode particulier de multiplication nucléaire dans le schizonte de Cristalloïdophora dodecaceriae n.g.n.sp., coccidie du tube digestif de Dodecaceria.
C.R. Soc. Biol., 2, 691-694.
- 29 - DOBELL C., 1925 - The life history and chromosome cycle of Aggregata eberthi (Protozoa) Sporozoa coccidia.
Parasitol., 17, 1-136.
- 30 - DORAN D.J., 1966 - The migration of Eimeria acervulina Sporozoïtes to the duodenal glands of Lieberkühn.
J. Protozool., 13 (1), 27-33.
- 31 - EDGAR S.A., HERRICK C.A., TRASER L.A., 1944 - Glykogen in the life cycle of the coccidium, Eimeria tenella.
Trans. Amer. Micr. Soc. 63, 199-202.
- 32 - GANAPATI P.N., 1945 - The development and sporogony of a Coccidium Myriospora gopalai n. sp. parasitic in the gut of the Polychaete Cirratulus filiformis.
Proc. Indian Acad. Sci., 22 B, 144-163.
- 33 - GANAPATI P.N., 1953 - The morphology and life history of a Coccidium Myriospora polydorae n. sp., in the body cavity of Polydora ciliata Johnston.
Arch. Protist., 95, 71-90.
- 34 - GILL B., RAY H., 1954 - Phosphatases and their significance in Eimeria tenella Railliet and Lucet, 1891.
Indian J. Sci. and Animal Hysbandry, 24, 4, 239.

- 35 - GRELL K.G., 1953 - Eucoccidium dinophili, n.g., n. sp., und das System der Coccidien.
Naturwiss., 40, 7, 227-228.
- 36 - GRELL K.G., 1953 - Entwicklung und geschlechts Bestimmung von Eucoccidium dinophili.
Arch. Protist., 99, 156-186.
- 37 - HENNERE E., 1963 - Cycle biologique de Coelotropha vivieri gen., n, sp. n., Coccidie parasite de Notomastus latericeus Sars.
C.R.A.S., 256, 3204-3206.
- 38 - HENNERE E., 1966 - Stades évolutifs de deux Coccidies parasites d'Annélides Polychètes : Myriosporides amphiglenae, gen. n., sp. n., parasite de Amphiglena mediterranea Claparède (Sabellidae) Defretinella eulaliae gen. n., sp. n., parasite de Eulalia viridis Müller (Phyllodocidae).
C.R.A.S., 262, 890-3.
- 39 - HENNERE E., VIVIER E., 1962 - Phénomènes d'exuviation chez une Coccidie : Eucoccidium durchoni Vivier, parasite de Nereis diversicolor O.F.M.
C.R.A.S., 255, 564-566.
- 40 - JOYET-LAVERGNE Ph., 1926 - Recherches sur le cytoplasme des Sporozoaires.
Arch. Anat. Microsc., 22, 1-128.
- 41 - LABBE, 1896 - Recherches zoologiques, cytologiques et biologiques sur les Coccidies.
Arch. Zool. Exp. et Gen., sér. 3, 4, 517-654.
- 42 - IEGER L., 1911 - Caryospora simplex, Coccidie monosporée et la classification des Coccidies.
Arch. Protistenk., 71-88.

- 43 - LEGER L., DUBOSCQ G., 1908 - L'évolution schizogonique de l'Aggregata (Eucoccidium) eberthi Labbé.
Arch. Protistenk., 12, 44-108.
- 44 - LEGER L., DUBOSCQ, 1910 - Selenococcidium intermedium L. et D. et la systématique des Sporozoaires.
Arch. Zool. Exp. Gen., 5e sér., 5, 187-238.
- 45 - LERMANTOFF E., 1914 - Über Myriospora trophoniae, n. g., n. sp., ein neue, in Trophonia plumosa, parasitierenden Coccidium.
Arch. Protistenk., 32, 205-220.
- 46 - LÖSER E., GÖNNERT R., 1965 - Zur Bildung der Sklerotinhülle der Oocysten einiger Coccidien.
Zeitschr. Parasitenk. 25, 597-605.
- 47 - MONNE L., HÖNIG, 1954 - On the properties of the shells of the coccidian oocysts.
Ark. Zool. Stockholm, 251-256.
- 48 - MOULDER J.W., 1962 - The biochemistry of intracellular parasitism.
The University of Chicago Press.
- 49 - NAVILLE A., 1925 - Recherches sur le cycle sporogonique des Aggregata.
Rev. Suisse Zool., 32, 125-179.
- 50 - NAVILLE A., 1927 - Recherches sur le cycle évolutif et chromosomique de Klossia helicina (Schneider).
Arch. Protistenk., 57, 427-474.
- 51 - NYBERG P.A., HAMMOND D.M., 1964 - Excystation of Eimeria bovis a species of bovine Coccidia.
J. Protozool., U.S.A., 11, n° 4, 474-80.

- 52 - PATTILLO, BECKER, 1955 - Cytochemistry of Eimeria brunetti and E. acervulina of the chicken.
J. Morphol., 96, 61-96.
- 53 - PERARD C., 1925 - Recherches sur les coccidies et les coccidioses du lapin. II. Contribution à l'étude de la biologie des oocystes des coccidies.
Ann. Inst. Pasteur, 39, 505-542.
- 54 - PUYTORAC P. de, 1955 - Mise en évidence de l'"argyrome" chez une Monocystinae Stein et imprégnation spécifique de la striation superficielle des Grégarines par certaines des techniques argentiques.
C.R.A.S., 240, 2447-2449.
- 55 - PUYTORAC de P., 1956 - L'argyrome chez les Grégarines Monocystinae.
C.R. Ass. Anat., XLIIIe réunion, 694-706.
- 56 - RAY H.N., 1930 - Studies on some Sporozoa in Polychaete worms. II.
Dorisiella scolelepidis n. g., n. sp.
Parasitol., 22, 471-480.
- 57 - RAY H., GILL, 1954 - Preliminary observations on alkaline phosphatase in experimental Eimeria tenella infection in chicks.
Ann. Trop. Med. Parasitol., 48, 1-8.
- 58 - SIEDLECKI M., 1902 - Cycle évolutif de la Caryotropha mesnili.
Bull. Intern. Acad. Sc. Cracovie, 561-568.
- 59 - THOMAS J.A., 1930 - Sur le Sporozoaire (Coccidie) parasite de Nereis diversicolor.
C.R. Soc. Biol., 104, 138-141.

- 60 - TSUNODA K., ICHIKAWA O., 1955 - Histochemical studies of chicken Coccidia (Eimeria tenella) I. On the nucleic acids, polysaccharides and phospho-
moesterases in their several development stages.
Exp. Rep. Governm. Exp. Stat. Anim. Hygiène, 29.
- 61 - Van DOORNINCK W.M., BECKER E.R., 1957 - Transport of sporozoites of Eimeria
necatrix in macrophages.
J. Parasitol., 43, 40-3.
- 62 - VIVIER E., 1961 - Une nouvelle Coccidie Eucoccidium durchoni, n. sp. para-
site de l'Annelide Nereis diversicolor O.F.M.
ler Congr. Intern. Protozool. Prague 1961, in "Progress in Protozoo-
logy" Publ. House Czech. Acad. Sc. Prague 1963.
- 63 - VIVIER E., HENNERE E., 1964 - Cytologie, cycle et affinités de la Coccidie
Coelotropha durchoni, nomen novum (= Eucoccidium durchoni Vivier)
parasite de Nereis diversicolor O.F. Müller (Annelide Polychète).
Bull. Biol. Fr. Belg., XCVIII, 1, 153-206.

B - Ultrastructure

- 64 - AIKAWA M., 1966 - The fine structure of the erythrocytic stages of three
avian malarial parasites, Plasmodium fallax, P. lophurae, and
P. cathemerium.
Amer. J. Trop. Med. Hyg., 15, 449-471.
- 65 - AIKAWA M., HUFF C.G., SPRINZ H., 1967 - Fine structure of asexual stages
of Plasmodium elongatum.
J. Cell. Biol., 34, 229-249.
- 66 - AIKAWA M., 1967 - Ultrastructure of the pellicular complex of Plasmodium
fallax.
J. Cell Biol., 35, 103-113.

- 67 - AIKAWA M., ANTONOVYCH T.T., 1964 - Electron microscopic observations of Plasmodium berghei and the Kupffer cell in the liver of rats.
J. Parasitol., 50, 620-629.
- 68 - AIKAWA M., HEPLER P.K., HUFF C.G., SPRINZ A., 1966 - The feeding mechanism of avian malarial parasites.
J. Cell. Biol., 28, 355-373.
- 69 - AIKAWA M., HUFF C.G., SPRINZ A., 1966 - Comparative feeding mechanisms of avian and primate malarial parasites.
Military medicine 131, n° 9, suppl., 969-983.
- 70 - BARDELE C.F., 1966 - Elektronen mikroskopische Untersuchung an dem Sporozoon Eucoccidium dinophili Grell.
Zeitsch. Zellforsch. 74, 559-595.
- 71 - BEAMS H. TAHMISIAN T. DEVINE R. ANDERSON E 1957 - Ultrastructure of the nuclear membrane of a Gregarine parasite in grasshoppers.
Exp. Cell. Res., 13, 200-204.
- 72 - BEAMS H. TAHMISIAN T. DEVINE N. ANDERSON E 1959 - Studies on the fine structure of a Gregarine parasite in the gut of the grasshopper, Melanoplus differentialis.
J. Protoz., 6, 136-146.
- 73 - BRADBURY P.C., TRAGER W., 1968 - The fine structure of the mature gametes of Haemoproteus columbae Kruse.
J. Protozool., 15 (1), 89-102.
- 74 - BUTTNER T.W., 1967 - Die Feinstruktur der Merozoiten von Theileria parva.
Z. Tropenmed Parasit. 18, 2, 224-243.

- 75 - BUTTNER T.W., 1967 - Elektronenmikroskop Studien der Vermehrung von Theileria parva im Rind.
Zeitsch. Tropenmed. Parasit., 18 - 2, 245-267.
- 76 - BUTTNER D.W., 1968 - Das Cytostom von Lankesterella garnhami.
Zeitsch. Zellforsch., 88, 126-137.
- 77 - CHEISSIN E.M., 1965 - Electron microscopic study of microgametogenèse in two species of Coccidia from rabbit (Eimeria magna and E. intestinalis).
Acta Protozool., 3, 215-224.
- 78 - CHEISSIN, SNIGIREVSKAYA, 1965 - Some new data on the fine structure of the merozoïtes of Eimeria intestinalis (Sporozoa Eimeridae).
Protistologica, 1, 121-5.
- 79 - COLLEY F.C., 1967 - Fine structure of sporozoites of Eimeria nieschulzi.
J. Protozool., 14, 217-220.
- 80 - COLLEY F.C., 1967 - Fine structure of microgametocytes and macrogametes of Eimeria nieschulzi.
J. Protozool., 14, 4, 663-674.
- 81 - COX F.E.G., VICKERMAN K., 1966 - Pinocytosis in Plasmodium vinckei.
Ann. Trop. Med. Parasit. 60, 293-296.
- 82 - DESPORTES I., 1966 - L'ultrastructure du gamète mâle de l'Eugrégarine "Stylocephalus longicollis" F. St (Stylocephalidae).
C.R.A.S., Paris, 263, 517-520.
- 83 - DESPORTES I., 1967 - Ultrastructure et évolution du sporozoïte de Stylocephalus africanus (Theodorides Desportes et Jolivet) Eugregarine, Stylocephalidae.
C.R.A.S., 265, 423-426.

- 84 - DEVAUCHELIE G., 1968 - Contribution à l'étude du développement de quelques Grégarines tricystidées.
Thèse 3e cycle, Janvier 1968, Lille.
- 85 - DUNCAN D., EADES J., JULIAN S.R., MICKS D., 1960-- Electron microscope observations on malarial oocysts (Plasmodium cathemerium).
J. Protozool., 7, 18-26.
- 86 - DUNCAN D., STREET J., JULIAN S.R., MICKS D.W., 1959 - Electron microscopic observations of the gametocytes of a malarial parasite (Plasmodium cathemerium).
Tex. Rep. Biol. Med., 17, 314-22.
- 87 - EMMEL L., GOLZ H., JAKOB, 1942 - Elektronenmikros. Unstersuchungen an malaria sporozoitien.
kopische
Deut. Trop. Z.A. 46, 573-5 et 46, 344-8.
- 88 - GARNHAM P.C.C., 1961 - The ultrastructure of Haemosporidia and allied protozoa with special reference to the motile stages.
Proc. I st. Internat. Congr. Protozool. Prague. ED by J. Ludvik, J. Lom and J. Vavra (1963).
Acad. Press Inc., New-York, 427-433.
- 89 - GARNHAM P.C.C., 1962 - The ultrastructure of Haemosporidia and allied protozoa, with special reference to the motile stages,
Proc. of the First Internat. Congr. Protozool. Prague. Publishing House of the Czechoslovak. Acad. Sci., Prague, 427-433.
- 90 - GARNHAM P.C.C., BAKER, BIRD, 1962 - Fine structure of the cystic form of Toxoplasma gondii.
Brit. Med. J., 5271, 83-84.

- 91 - GARNHAM P.C.C., BAKER J.R., BIRD R.G., 1962 - The fine structure of Lankesterella garnhami.
J. Protozool., 9, 107-114.
- 92 - GARNHAM P.C.C., BIRD R.G., BAKER J.R., 1960 - Electron microscope studies of stages of malaria parasites. I. The fine structure of the sporozoites of Haemamoeba.
Trans. Roy. Soc. Trop. Med. and Hyg., 54, 274-279.
- 93 - GARNHAM P.C.C., BIRD R.G., BAKER J.R., BRAY R.S., 1961 - Electron microscope studies of motile stages of malaria parasites. II. The fine structure of the sporozoites of Laverania (= Plasmodium) falcipara.
Trans. Roy. Soc. Trop. Med. Hyg., 55, 98-102.
- 94 - GARNHAM P.C.C., BIRD R.G., BAKER J.R., 1962 - Electron microscope studies of motile stages of malaria parasites. III. The ookinetes of Haemamoeba and Plasmodium.
Trans. Roy. Soc. Trop. Med. Hyg., 56, 116-120.
- 95 - GARNHAM P.C.C., BIRD R.G., BAKER J.R., 1963 - Electron microscope studies of motile stages of malaria parasites. IV. The fine structure of the sporozoites of four species of Plasmodium.
Trans. Roy. Soc. Trop. Med. Hyg., 57, n° 1, 27-31.
- 96 - GARNHAM P.C.C., BIRD R.G., BAKER J.R., 1967 - Electron microscope studies of motile stages of malaria parasites. V. Exflagellation in Plasmodium, Hepatocystis and Leucocytozoon.
Trans. Roy. Soc. Trop. Med. Hyg., 61, n° 1, 58-68.
- 97 - GRASSE P.P., THEODORIDES J., 1957 - L'ultrastructure de la membrane nucléaire des Grégarines.
C.R.A.S., 245, 1985-1986.

- 98 - GRASSE P.P., THEODORIDES J., 1958 - La présence de l'ergastoplasme chez les Protozoaires (cas des Grégarines).
C.R.A.S., 246, 1352-1353.
- 99 - GRASSE P.P., THEODORIDES J., 1959 - Recherches sur l'ultrastructure de quelques Grégarines.
Ann. Sci. Nat. Zool. Biol. Anim., 12e série, 1, 237-252.
- 100 - GUSTAFSON FV, AGAR HØ, CRAMER DI¹⁹⁵⁴ - An electron microscope study of Toxoplasma.
Amer. J. Trop. Med. Hyg., 3, 1008-1021.
- 101 - HAMMOND D.M., SCHOLTYSECK E., CHOBOTAR B., 1967 - Fine structure associated with nutrition in the intracellular parasite Eimeria auburnensis.
J. Protozool., 14, 678-683.
- 102 - HAMMOND D.M., SCHOLTYSECK E., MINER M.L., 1967 - The fine structure of microgametocytes of Eimeria perforans, E. stiedae, E. bovis and E. auburnensis.
J. Parasitol. 53, 2, 235-247.
- 103 - HENNERE E., 1965 - Etude au microscope électronique de sporozoïtes intracellulaires d'une Coccidie parasite de l'Annélide Polychète Amphiglena mediterranea.
Coll. Micr. Elect., Marseille, février 1965. J. Microsc., 4, n° 1.
- 104 - HENNERE E., 1967 - Etude cytologique des premiers stades du développement d'une Coccidie : Myriosporides amphiglenae.
J. Protozool. 14, 1, 27-39.
- 105 - HEPLER P.K., HUFF C.G., SPRINZ H., 1966 - The fine structure of exoerythrocytic stages of Plasmodium fallax.
J. Cell. Biol., 30, 330-58.
- 105 bis - LADDA R., ARNOLD J., MARTIN D., 1966 - Electron microscopy of Plasmodium falciparum. I. The structure of trophozoïte in erythrocytes of human volunteers.
Trans. Roy. Soc. Trop. Med. Hyg., 60, 369-375.

- 106 - LUDVIK J., 1960 - The electron microscopy of Sarcocystis miescherina Kuhn.
J. Protozool., 7, 128-135.
- 107 - LUDVIK J., 1962 - Electron microscopic study of some parasitic protozoa,
Proceedings first Internat. Congr. Protozool., Prague. Publishing
of the Czechoslovak Acad. of Science, Prague, 387-392.
- 108 - MACGREGOR H.C., THOMASSON P.A., 1965 - The fine structure of two Archi-
gregarines, Selenidium fallax and Ditrypanocystis cirratuli.
J. Protozool., 12 (3), 438-443.
- 109 - MEYER H., de OLIVEIRA-MUSACCHIO M., 1960 - Electron microscope study of
the exoerythrocytic form of Plasmodium gallinaceum in thin sections
of infected tissue cultures.
J. Protozool., 7, 222-229.
- 110 - MEYER H., de OLIVEIRA-MUSACCHIO M., 1965 - An electron microscopic study
of the final and initial forms of Plasmodium gallinaceum in thin sec-
tions of infected tissue culture.
J. Protozool., 12, 193-202.
- 111 - MOSSEVITCH T.N., CHEISSIN E.M., 1961 - Observation au microscope élec-
tronique des mérozoïtes de Eimeria intestinalis de l'intestin du
lapin (en russe).
Cytologia 111, 34-39.
- 112 - PETERS W., 1963 - Penetration of mouse erythrocyte by a merozoïte of
Plasmodium berghei as revealed by electron microscopy.
Trans. Roy. Trop. Med. Hyg. 57, 269.
- 113 - PORCHET-HENNERE E., 1967 - Etude des premiers stades de développement
de la Coccidie Coelotropha durchoni.
Zeitsch. Zellforsch., 80, 556-569.

- 114 - PORCHET-HENNERE E., 1967 - Premières observations sur la structure fine du gamète mâle de Coelotropha durchoni.
C.R.A.S., 264, 2130-2133.
- 115 - RUDZINSKA M.A., BRAY R.S., TRAGER W., 1960 - Intra cellular phagotrophy in Plasmodium falciparum and Plasmodium gonderi.
J. Protozool., 7 (suppl.), 24-25.
- 116 - RUDZINSKA M.A., TRAGER W., 1957 - Intracellular phagotrophy by malarial parasites : an electron microscope study of Plasmodium lophurae.
J. Protozool. 4, 190-199.
- 117 - RUDZINSKA M.A., TRAGER W., 1959 - Etude des parasites du paludisme au microscope électronique.
Triangle, IV n° 3, 97-104.
- 118 - RUDZINSKA M.A., TRAGER W., 1959 - Phagotrophy and two new structures in the malaria parasite, Plasmodium berghei.
J. Biophys. Biochem. Cytol. 6, 103-112.
- 119 - RUDZINSKA M.A., TRAGER W., 1961 - The role of the cytoplasm during reproduction in a malarial parasite (Plasmodium lophurae) as revealed by electron microscopy.
J. Protozool., 8, 307-322.
- 120 - RUDZINSKA M.A., TRAGER W., 1962 - Intracellular phagotrophy in Babesia rodhaini as revealed by electron microscopy.
J. Protozool., 9, 279-88.
- 121 - RUDZINSKA M.A., TRAGER W., 1968 - The fine structure of trophozoites and gametocytes in Plasmodium coatneyi.
J. Protozool., 15 (1), 73-88.

- 122 - RUDZINSKA M.A., TRAGER W., BRAY R.S., 1963 - Pinocytosis in intraerythrocytic parasites.
Proc 16 th Internat. Congr. Zool. Washington, 204-207.
- 123 - RUDZINSKA M.A., TRAGER W., BRAY R.S., 1965 - Pinocytotic uptake and the digestion of hemoglobin in malaria parasites.
J. Protozool., 12, 563-76.
- BAHR G.F.
- 124 - SCALZI H.A., 1968 - An electron microscopic examination of erythrocytic stages of two rodent malarial parasites Plasmodium chabaudi and P. vinckei.
J. Ultrast. Res., 24, 116-133.
- 125 - SCHEFFIELD H.G., 1966 - Electron microscope study of the proliferative form of Besnoitia jellisoni.
J. Parasitol., 52, n° 3, 583-594.
- 126 - SCHEFFIELD H.G., 1967 - The function of the micropyle in the cyst organism of Besnoitia jellisoni.
J. Parasitol., 53, 888-889.
- 127 - SCHEFFIELD H.G., HAMMOND D.M., 1966 - Fine structure of first generation merozoites of Eimeria bovis.
J. Parasitol., 52, 595-606.
- 128 - SCHMIDT K., JOHNSTON M.R., STEHBENS W.E., 1967 - Fine structure of the shizont and merozoite of Isospora sp. (Sporozoa Eimeriidae) parasitic in Gehyra variegata (Dumeril and Bibron 1936) (Reptilia : Gekkonidae).
J. Protozool., 14 (4), 602-608.
- 129 - SCHOLTYSECK E., 1962 - Electron microscope studies on Eimeria perforans (Sporozoa).
J. Protozool., 9, 407-414.

- 130 - SCHOLTYSECK E., 1962 - Elektronenmikroskopische Untersuchungen an Eimerien
Z. Parasitenk., 22, 92-3.
- 131 - SCHOLTYSECK E., 1962 - Über die Feinstruktur von Eimeria perforans
(Spo ozoa).
Z. Parasitenk., 22, 123-32.
- 132 - SCHOLTYSECK E., 1963 - Elektronenmikroskopische Untersuchungen über die
wechselwirkung zwischen dem Zellparasiten Eimeria perforans und
seiner Wirtszelle. Zeitsch. Zellforsch. 61, 220-230.
- 133 - SCHOLTYSECK E., 1964 - Elektronenmikroskopisch-cytochemischer nachweis
von Glykogen bei Eimeria perforans.
Zeitsch. Zellforsch., 64, 688-707.
- 134 - SCHOLTYSECK E., 1965 - Elektronmikroskopische Untersuchungen über die
Schizogonie bei Coccidien (Eimeria perforans und E. stiedae).
Z. Parasitenk., 26, 50-62.
- 135 - SCHOLTYSECK E., 1965 - Die Mikrogametenentwicklung von Eimeria perforans.
Zeitsch. Zellforsch., 66, 625-642.
- 136 - SCHOLTYSECK E., HAMMOND D.M., CHOBOTAR B., 1967 - Pinocytosis in Coccidium
Eimeria auburnensis from cattle.
J. Protozool, 14 (suppl.).
- 137 - SCHOLTYSECK E., HAMMOND D.M., ERNST J.V., 1966 - Fine structure of the
macrogametes of Eimeria perforans, E. stiedae, E. bovis, and E. auburnensis.
J. Parasit., 52, 975-987.
- 138 - SCHOLTYSECK E., PIEKARSKI G., 1965 - Elektronenmikroskopische Untersu-
chungen an merozoiten von Eimerien (Eimeria perforans und E. stiedae)
und Toxoplasma gondii. Zur systematischer Stellung von T. gondii.
Zeitsch. Parasitenk., 26, 91-115.

- 139 - SCHOLTYSECK E., SCHAFFER D., 1963 - Über schlauchformige Austulungen an der Zellmembran der Makrogametocyten von Eimeria perforans.
Zeitsch. Zellforsch., 61, 214-9.
- 140 - SCHOLTYSECK E., SPICKER D., 1964 - Vergleichende elektronenmikroskopische Untersuchungen an den Entwicklungsstadien von Eimeria perforans.
(Sporozoa).
Z. Parasitenk., 24, 546-60.
- 141 - SCHOLTYSECK E., STROUT R.G., 1968 - Feinstrukturuntersuchungen über die Nahrungsaufnahme bei Coccidien in Gewebekulturen (Eimeria tenella).
Z. Parasitenk., 30, 291-300.
- 142 - SCHOLTYSECK E., VOIGT W.H., 1964 - Die Bildung der Oocystenhülle bei Eimeria perforans (Sporozoa).
Z. Zellforsch., 62, 279-292.
- 143 - SCHOLTYSECK E., VOLKMANN B., HAMMOND D.M., 1966 - Spezifische Feinstrukturen bei Parasit und Wirt als Ausdruck Ihrer Wechselwirkungen am Beispiel von Coccidien.
Z. Parasit., 28, 78-94.
- 144 - SCHOLTYSECK E.D., WEISSENFELS N., 1956 - Elektronenmikroskopische Untersuchungen von Sporozoen.
1. Die Oocysten Membran des Hühner Coccidia Eimeria tenella.
Arch. Protistenk., 101, 215-22.
- 145 - SCHREVEL J., 1968 - L'ultrastructure de la région antérieure de la grégarine Selenidium et son intérêt pour l'étude de la nutrition chez les Sporozoaires.
J. Microsc. 7, 3, 391-410.

- 146 - SCHREVEL J., 1968 - Existence d'un pore d'excrétion chez les Schizozoïtes de Sporozoaires.
C.R.A.S., 267, 746-748.
- 147 - SCHREVEL J., VIVIER E., 1966 - Etude au microscope électronique de la région antérieure des grégarines : le mucron de Lecudina pellucida (Koll) Mingazzini et l'épimérite de Sycia inopinata Léger.
Protistologica, 2, fasc. 3, 17-28.
- 148 - SENAUD J., 1964 - Sur l'ultrastructure de la membrane nucléaire des "spores" de Sarcocystis tenella Railliet (Sarcosporidie du mouton).
Arch. Zool. Exp. Gen. Fr., 104, n° 2, 190-193.
- 149 - SENAUD J., 1966 - L'ultrastructure du micropyle des Toxoplasmasida.
C.R.A.S., 262, 119-21.
- 150 - SENAUD J., 1967 - Contribution à l'étude des Sarcosporidies et des Toxoplasmes.
Protistologica, 3, fasc. 2, 167-232.
- 151 - SENAUD J., PUYTORAC, 1962 - Observations complémentaires sur l'ultrastructure de la "spore" de Sarcocystis tenella Rail. (Sarcosporidie du mouton).
C.R. Soc. Biol., 156, 1360-3.
- 152 - SNIGIREVSKAYA E.S., 1968 - The occurrence of micropore in schizonts, microgametocytes and macrogametes of Eimeria intestinalis.
Acta Protozool., 5, 381-387.
- 153 - STEHBENS W.E., 1966 - The ultrastructure of Lankesterella hylae.
J. Protozool., 13, 63-73.

- 154 - VANDENBERG J., RHODIN J., YOELI M., 1967 - Electron microscopic and histochemical studies of sporozoite formation in Plasmodium berghei. J. Protozool., 14 (1), 82-103.
- 155 - VERMEIL C., TUSQUES J., SENELAR R., ANDRE M.J., REHEL H., 1965 - Etude au microscope électronique de l'ultrastructure des toxonèmes de Toxoplasma gondii, leur modification sous l'action lytique des anticorps antitoxoplasmiques. C.R.A.S. Paris, 261, 1384-87.
- 156 - VINCKIER D., VIVIER E., 1968 - Organisation ultrastructurale et corticale de la grégarine Monocystis herculea. C.R.A.S., 266, 1737-1739.
- 157 - VIVIER E., 1963 - Premières observations sur l'ultrastructure d'une Coccidie : Coelotropha durchoni Vivier, parasite de Nereis diversicolor (Annélide Polychète). Ann. Inst. Pasteur Lille, 14, 217-226.
- 158 - VIVIER E., 1965 - Sur quelques particularités de certains organites cytoplasmiques (mitochondries et appareil de Golgi) chez des Sporozoaires. Coll. Microsc. Elect. Marseille, février 1965. J. Microsc., 4, n° 1.
- 159 - VIVIER E., 1966 - Variations ultrastructurales du chondriome en relation avec le mode de vie chez des Protozoaires. Sixth Intern. Congr. Elect. Micr. Kyoto, 247.
- 160 - VIVIER E., 1968 - L'organisation ultrastructurale corticale de la grégarine Lecudina pellucida ; ses rapports avec l'alimentation et la locomotion. J. Protozool. 15 (2), 230-246.

- 161 - VIVIER E., HENNERE E., 1965 - Ultrastructure des stades végétatifs de la Coccidie Coelotropha durchoni.
Protistologica, 1, 89-104.
- 162 - VIVIER E., HENNERE E., SCHREVEL J., 1965 - Etude de quelques caractères ultrastructuraux communs à diverses Grégarines et Coccidies.
Progress in Protozool., Second Internat. Conf. on Protozool., Londres.
Excerpta Medica Foundation, Amsterdam, 151-152.
- 163 - VIVIER E., SCHREVEL J., 1964 - Etude au microscope électronique d'une Grégarine du genre Selenidium, parasite de Sabellaria alveolata.
J. Micr. 3, n° 6, 651-670.
- 164 - VIVIER E., SCHREVEL J., 1966 - Les ultrastructures cytoplasmiques de Selenidium hollandei, n. sp., grégarine parasite de Sabellaria alveolata.
J. Micr., 5, 213-28.
- 165 - VOLKMAN B., 1967 - Vergleichend elektronenmikroskopische und lichtmikroskopische Untersuchungen an verschiedenen Entwicklungsstadien von Klossia helicina (Coccidia, Adeleidea).
Z. Parasitenk., 29, 159-208.

C - Physiologie - Corrélations avec le cycle de l'hôte

- 166 - BULNHEIM M.P., VAVRA J., 1968 - Infection by the microsporidian Octospora effeminans sp. n. and its determining influence in the Amphipod Gammarus duebeni.
J. Parasitol., 54 (2), 241-48.
- 167 - CAULLERY M., 1929 - Un exemple net de l'influence de l'hôte sur le métabolisme et le cycle évolutif du Parasite.
10ème Congr. Internat. Zool. Budapest, 908-911.

- 168 - CORBEL J.C., 1964 - Infestations expérimentales de Locusta migratoria L. (Insecte Orthoptère) par Grégarina garhami (Sporozoaire, Grégarino-morphe) relation entre le cycle de l'hôte et celui du parasite. C.R. Acad. Sc. Paris, 259, 207-210.
- 169 - DESCHIENS R., BENEX J., 1965 - Les interactions hôtes-parasites et les engagements parasitaires abortifs. II. Les engagements parasitaires abortifs ou "impasses parasitaires". Bull. Soc. Path. Exp., 58, n° 4, 590-630.
- 170 - DURCHON M., VIVIER E., 1961 - Déterminisme de la gamogonie chez une Grégarine parasite de Perinereis cultrifera Grube (Annélide Polychète). C.R.A.S., 253, 318-320.
- 171 - DURCHON M., VIVIER E., 1964 - Influence des sécrétions endocrines sur le cycle des Grégarines chez les Néréidiens (Annélides Polychètes). Ann. Endocr., 25, n° 5 suppl., 43-48.
- 172 - GRELL K.G., 1960 - Reziproke Infection mit Eucoccidien aus Verschieden Wirten. Naturwiss., 47, 47-48.
- 173 - HARANT H., 1943 - L'involution abortive du complexe xénoparasitaire chez un Sporozoaire : Selysina perforans ; importance de cette notion. C.R.A.S. Paris, 216, 750-51.
- 174 - HENTSCHEL C.C., 1926 - On the correlation of the life-history of the Acephalina Grégarine, Gonospora, with the sexual cycle of the host. Parasitol., 18, 137-143.
- 175 - HENTSCHEL C.C., 1930 - On the correlation of the Acephalina Grégarine Gonospora with the sexual cycle of its host : II. Gonospora arenicolae. Parasitol., 22, 505-509.

- 176 - NOWLIN N., 1922 - Correlation of the life-cycle of a parasite with the metamorphosis of its host.
J. Parasitol., 8, 153-160.
- 177 - OGER C., 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, n° 4, 849-55.
- 178 - REYER W., 1937 - Biometrische Untersuchungen an Cysten von Barrouxia schneideri aus dem Darm von Lithobius forficatus.
Arch. Protistenk., 88, 431-439.
- 179 - SCHOLTYSECK E., 1961 - Uber das Wachstum von Kern und Cytoplasma bei einigen Telosporidien.
Proceedings of the first Internat. Congr. Protozool. Prague, 271-274.
- 180 - SCHREVEL J., 1964 - Influence de la température sur la gamogonie de Lecudina tuzetae Schrevel, Grégarine parasite de Nereis diversicolor O.F.M.
Proceedings of the 1st Internat. Cong. Parasitol. Tamburini Editore Milano, 598-599.
- 181 - SCHREVEL J., OGER C., WISSOCQ J.C., 1968 - Etude quantitative de la production des kystes des Grégarines parasites de l'Annélide Polychète Syllis amica Quatrefages (Problèmes et méthodes).
Protistologica, 4, fasc. 1, 67-83.
- 182 - VIVIER E., SCHREVEL J., HENNERE E., 1963 - Corrélations entre le cycle de quelques Sporozoaires et le cycle de leurs hôtes (Annélides Polychètes).
Arch. Zool. Exp. 1963. Protistologica, 102, n° 2, 231-238.

III - AUTRES PROTOZOAIRES

- 183 - BOWERS B., KORN E.D., 1968 - The fine structure of Acanthamoeba Castellanii. I. The trophozoite.
J. Cell Biol., 3 ζ , 95-111.
- 184 - BRANDT P.W., 1968 - A study of the mechanism of pinocytosis.
Exp. Cell Res., 15, 300-313.
- 185 - BRANDT P.W., PAPPAS G.D., 1960 - An electron microscopic study of pinocytosis in Ameba. I. The surface attachment phase.
J. B.B.C., 8, 675-687.
- 186 - BRANDT P.W., PAPPAS G.D., 1962 - An electron microscopic study in ameba. II. The cytoplasmic uptake phase.
J. Cell Biol., 15, 55-71.
- 187 - CARASSO N., FAVARD P., 1965 - Microtubules fusoriaux dans les micro et macronucleus de Ciliés Péritriches en division.
J. Microsc., 4, n° 3, 395-402.
- 188 - CLEVELAND L.R., 1957 - Correlation between the molting period of Cryptocercus and sexuality of its Protozoa.
J. Protozool., U.S.A., 4, 168-175.
- 189 - CLEVELAND L.R., 1959 - Sex induced with ecdysone.
Proc. Nation. Sci. U.S.A., 45, 747-753.
- 190 - CLEVELAND L.R., 1960 - Ecdysone induced modification in the sexual cycles of the Protozoa of Cryptocercus
J. Protozool. U.S.A., 3, 229-239.

- 191 - CLEVELAND L.R., 1960 - Modifications induced in the sexual cycles of the Protozoa of Cryptocercus by change of host.
J. Protozool. U.S.A., 7, n° 3, 240-5.
- 192 - DANIELS E.W., 1964 - Origin of the Golgi system in Amoebae.
Zeitsch. Zellforsch., 64, 38-51.
- 193 - DANIELS E.W., BREYER E.P., 1966 - Stratification within centrifuged Amoeba nuclei.
Zeitsch. Zellforsch., 70, 449-460.
- 194 - FAURE-FREMIET E., ANDRE J., 1968 - Structure corticale d'une amibe édaphique.
Protistologica, 4 (2), 195-208.
- 195 - FAURE-FREMIET E., FAVARD P., CARASSO N., 1962 - Etudes au microscope électronique des ultrastructures d'Epistylis anastatica (Cilié Péritriche).
J. Microsc., 1, 287-312.
- 196 - FRIEND D.S., 1966 - The fine structure of Giardia intestinalis.
J. Cell Biol., 29 (2), 317-332.
- 197 - GIBBONS I.R., GRIMSTONE A.V., 1960 - On flagellar structure in certain flagellates.
J.B.B.C., 7, 4, 697-716.
- 198 - GRASSE P., 1956 - L'appareil de Golgi des Protozoaires et son ultrastructure comparée à celle des Métazoaires.
Proc. Stockholm Conf. Elect. Microsc., 143-145.
- 199 - JOYON L., 1963 - Contribution à l'étude cytologique de quelques Protozoaires Flagellés.
Ann. Fac. Sc. Univ. Clermont-Ferrand, Biol. Anim., fasc. 1, 22, 1-96.

- 200 - JUDGE, ANDERSON, 1964 - Ultrastructure of Trypanosoma lewisi.
J. Parasitol., 50, 757.
- 201 - LEVY M.R., ELLIOTT A.M., 1968 - Biochemical and ultrastructural changes
in Tetrahymena pyriformis during Starvation.
J. Protozool., 15 (1), 208-222.
- 202 - MIGNOT J.P. - Ultrastructure des Eugleniens. I. Etude de la cuticule
chez différentes espèces.
Protistologica, 1, fasc. 1, 1-15.
- 203 - MIGNOT J.P., 1966 - Structure et ultrastructure de quelques Eugléno-
nadines.
Protistologica, 2, fasc. 3, 51-117.
- 204 - MILDER R., DEANE M.L., 1967 - Ultrastructure of Trypanosoma conorhini
in the Crithidial phase.
J. Protozool., 14 (1), 65-72.
- 205 - MULLER M., ROHLICH P., TOTH J., TORO I., 1963 - Fine structure and en-
zymic activity of protozoan food vacuoles.
Ciba Found. Symp. Lysosomes London 1963. London, J. and A. Churchill,
1963, 201-25.
- 206 - NOIROT-TIMOTHEE C., 1959 - Recherches sur l'ultrastructure d'Opalina
ranarum.
Ann. Sc. Nat. Zool., 12, I, 265-281.
- 207 - NOIROT-TIMOTHEE C., 1963 - Les fibres des Protozoaires. Ultrastructure
comparée.
Proc. First Internat. Congr. Protozool., Prague. Progr. Protozool.
Czech. Acad. Sci., 393-5.

- 208 - NOIROT-TIMOTHEE C., 1966 - Présence simultanée de deux types de vésicules de micropinocytose chez Cepedea dimidiata (Protozoa Opalinina).
C.R.A.S., 263, 1230-1233.
- 209 - De FUYTORAC P., 1965 - Ultrastructures fibrillaires et ultrastructures squelettiques cytoplasmiques chez les Ciliés.
Progr. Protozool. Internat. Conf. Protozool. 2 nd London, 88.
- 210 - RANDALL J.T., 1957 - The fine struct of the protozoan Spirostonum ambiguum.
Symp. Soc. Exp. Biol., 10, 185.
- 211 - ROSENBERG H., 1966 - The isolation and identification of "volutin" granules from Tetrahymena.
Exp. Cell. Res., 41, 397-410.
- 212 - ROTH L.E., OBETZ S.W., DANIELS E.W., 1960 - Electron microscope studies of mitosis in Amebae. I. Amoeba proteus.
J. Biophys. Biochem. Cytol., 8, 207-220.
- 213 - SCHUSTER F.L., 1965 - Ultrastructure an morphogenesis of solitary stages of true slime molds.
Protistologica, 1, fasc. 2, 49-62.
- 214 - SOMMER J.R., 1965 - The Ultrastructure of the pellicle complex of Euglena gracilis.
J. Cell Biol., 24 (2), 253-257.
- 215 - STEINERT, NOVIKOFF, 1960 - The existence of a cytostome and the occurence of pinocytosis in the trypanosome (Trypanosoma mega).
J. Biophys. Biochem. Cytol. 8, 563-70.

IV - CYTOLOGIE ULTRASTRUCTURALE

- 216 - AFZELINS B.A., 1955 - The ultrastructure of the nuclear membrane of the sea urchin oocyte as studied with the electron microscope. Exp. Cell Res., 8, 147-158.
- 217 - ANDERSON O.R., ROELS O.A., 1967 - Myelin-like configurations in Ochromonas malhamensis. J. Ultrast. Res., 20, 127-139.
- 218 - ANDRE J., 1961 - Sur quelques détails nouvellement connus de l'ultrastructure des organites vibratiles. J. Ultrast. Res., 5, 86-108.
- 219 - ANDRE J., 1965 - Quelques données récentes sur la structure et la physiologie des mitochondries : glycogène, particules élémentaires, acides nucléiques. Arch. Biol., 76, fasc. 2, 3, 4, 277-304.
- 220 - ANDRE J., THIERY J.P., 1963 - Mise en évidence d'une sous-structure fibrillaire dans les filaments axonématiques des flagelles. J. Microsc., 2, n° 1, 71-80.
- 221 - BEAMS H.W., 1964 - Cellular membranes in oogenesis. Acad. Press N.Y., Cellular membranes in development, 175-219.
- 222 - BEAULATON J., 1964 - Evolution du chondriome dans la glande prothoracique du ver à soie Tussor (Antheraea pernyi Guér.) au cours du cycle sécrétoire pendant les quatrième et cinquième stades larvaires. J. Microsc., 3, n° 2, 167-186.
- 223 - BEAULATON J., 1964 - Sur l'accumulation intramitochondriale de glycogène dans la glande prothoracique du Ver à soie du chêne Antheraea pernyi (Guér.) pendant les quatrième et cinquième stades larvaires. C.R.A.S. Paris, 258, 4139-4141.

- 224 - BEHNKE O., 1968 - Electron microscopic observations on the surface coating of human blood platelets.
J. Ultrast. Res., 24, 51-69.
- 225 - BENNETT H.S., 1963 - Morphological aspects of extracellular polysaccharides.
J. Histochem. Cytochem., 11, 14.
- 226 - BERTHET J 1965 - La digestion intracellulaire et les lysosomes.
Arch. Biol. (Liège), 76, 367-385.
- 227 - BUVAT R., 1960 - Origine et évolution du système vacuolaire dans la racine de Triticum vulgare ; relation avec l'ergastoplasme.
C.R.A.S., 251, 3051-3053.
- 228 - CARASSO N., 1960 - Rôle de l'ergastoplasme dans l'élaboration du glycogène au cours de la formation du "paraboloïde" des cellules visuelles.
C.R. A.S., 250, 600-602.
- 229 - CURGY J.J., 1968 - Influence du mode de fixation sur la possibilité d'observer des structures myéliniques dans les hépatocytes d'embryons de poulet.
J. Microsc., 7, 1, 63-80.
- 230 - DOOLIN P.F., BIRGE W.J., 1966 - Ultrastructural organization of cilia and basal bodies of the epithelium of the choroid plexus in the chick embryo.
J. Cell Biol., 29, 333-345.
- 231 -DE DUVE C et Coll., 1966 - Les Lysosomes.
Journées médicales de Bruxelles Juin 1966. Bruxelles Medical, 1047-1148.

- 232 - FAIN-MAUREL M.A., 1966 - Localisations intramitochondriale et intracis-
ternale de glycogène monoparticulaire.
C.R.A.S., 263, 1107-1110.
- 233 - FAURE-FREMIET E., 1961 - Cils vibratiles et flagelles.
Biol. Rev., 36, 464-536.
- 234 - FAVARD P., CARASSO N., 1958 - Origine et ultrastructure des plaquettes
vitellines de la Planorbe.
Arch. Anat. Microsc. Morphol. Exp. Fr., 47, 211-234.
- 235 - GRASSE P.P., 1957 - Ultrastructure, polarité et reproduction de l'appa-
reil de Golgi.
C.R.A.S., 245, 1278-1281.
- 236 - HADEK R., SWIFT H., 1960 - A cristalloid inclusion in the rabbit blastocyst.
J. Biophys. Biochem. Cytol., U.S.A., 8, 836.
- 237 - HLADIK C.M., 1966 - Une structure nouvelle à la surface de l'épithélium
intestinal : la membrane du glycolalyx.
C.R.A.S. Paris, 263, 972-975.
- 238 - HOLTER H 1959 - Pinocytosis.
In Internat. Rev. Cytol., 8, (G.H. Bourne, J.F. Daniel Ed.), New York
Acad. Press., Inc., 481.
- 239 - IDELMAN S., 1967 - Données récentes sur l'infrastructure du spermatozoïde.
Ann. Biol., 6, fasc. 3-4, 8-190.
- 240 - JACQUES P., 1966 - Pinocytose.
Rev. Quest. Sci. Belg., 137, n° 1, 99-121.
- 241 - LEAK L.V., 1967 - Fine structure of the mucilaginous sheath of *Anabaena* sp.
J. Ultrast. Res., 21, 61-74.

- 242 - LEAK L.V., 1968 - Intramitochondrial crystals in meristematic cells of Pisum sativum.
J. Ultrast. Res., 24, 102-108.
- 243 - MARSHALL J.M., NACHMIAS U.T., 1965 - Cell Surface and pinocytosis.
J. Histochem. Cytochem. U.S.A., 13, n° 2, 92-104.
- 244 - MATTEI X., BOISSON C., 1966 - Le complexe centriolaire du spermatozoïde de Lebistes reticulatus.
C.R.A.S., 262, 2620-2622.
- 245 - MAZIA D., 1955 - The organisation of the mitotic apparatus.
Symp. Soc. Exp. Biol., 9, 335.
- 246 - MILLONIG G., PORTER K.R., 1961 - Structural elements of Rat liver Cells involved in glycogen metabolism.
Proc. Europ. Conf. Elect. Microsc. Delft, 8, 655-659.
- 247 - PANNESE E., 1966 - Structures possibly related to the formation of new mitochondria in spinal ganglion neuroblasts.
J. Ultrast. Res., 15, 57-65.
- 248 - PASTEELS J.J., 1965 - Aspects structuraux de la fécondation vus au microscope électronique.
Arch. Biol., 76, 463-509.
- 249 - PERSONNE P., ANDRE J., 1964 - Existence de glycogène mitochondrial dans le spermatozoïde de la Testacelle.
J. Micr., 3, n° 6, 643-650.
- 250 - PHILLIPS D.M., 1966 - Substructures of flagellar tubules.
J. Cell Biol., 31, n° 3, 635-638.

- 251 - POCHON-MASSON J., 1967 - Structure et fonctions des infrastructures cellulaires dénommées "microtubules".
Ann. Biol., 6, fasc. 7-8, 362-390.
- 252 - POLICARD A., 1963 - Corps multivésiculaires.
C.R.A.S., 256 (13), 2731-2734.
- 253 - PORTER K.R., LEDBETTER M.C., BADENHAUSER S., 1964 - The microtubule in cell structure as an accompaniment of cytoplasmic movement.
11^o th Internat. Congr. Cell Biol., Excerpta Med., Internat. Congr. n^o 77, 36-7.
- 254 - POUX N., 1962 - Nouvelles observations sur la nature et l'origine de la membrane vacuolaire des cellules végétales.
J. Micr. I, 1, 55-66.
- 255 - ROBERTSON J.D., 1959 - The ultrastructure of cell membranes and their derivatives.
Biochem. Soc. Sympos., 16, 3-43.
- 256 - ROTH T.F., PORTER K.R., 1962 - Specialized sites on the cell surface for protein uptake.
Proc. Stn. Intern. Congr. Elect. Micr. Acad. Press Ed., New York, 2, 11-4.
- 257 - SLAUTTERBACK D.B., 1963 - Cytoplasmic microtubules. I. Hydra.
J. Cell Biol., 18, 367-388.
- 258 - de THE G., 1964 - Cytoplasmic microtubules in different animal cells.
J. Cell Biol., 23 (2), 265-275.
- 259 - VODOVAR N., FLANZY J., FRANÇOIS A.C., 1966 - Pénétration et acheminement des graisses dans la cellule épithéliale absorbante de l'intestin grêle du Porc.
C.R.A.S. Paris, 262, 812-815.

- 260 - WISCHNITZER S., 1958 - An electron microscope study of the nuclear envelope of Amphibian oocytes.
J. Ultr. Res., 1, 201-222.

V - POLYCHETES

- 261 - DEHORNE A., 1924 - Marche générale des phénomènes de myolyse chez Hediste diversicolor, pendant la maturation des ovocytes.
C.R. Soc. Biol., XCI, 23, 303.
- 262 - DEFRETIN R., 1949 - Recherches sur la musculature des Néréidiens au cours de l'épitoque, sur les glandes parapodiales et sur la spermiogenèse.
Ann. Inst. Océanographique, 24, 117-257.
- 263 - DHAINAUT A., PORCHET M., 1967 - Evolution ovocytaire en l'absence d'hormone cérébrale chez Perinereis cultrifera Grube (Annélide Polychète).
C.R.A.S. Paris, 264, 2807-2810.
- 264 - DURCHON M., 1952 - Recherches expérimentales sur deux aspects de la reproduction chez les Annélides Polychètes : l'épitoque et la stolonisation.
Ann. Sc. Nat. Zool., 11e ser., 14, 119-206.
- 265 - DURCHON M., 1961 - L'endocrinologie chez les Annélides Polychètes.
Bull. Soc. Zool. Fr., 85, n° 4, 275-301.
- 266 - DURCHON M., 1962 - Induction et inhibition expérimentales de l'épitoque par homogreffes chez les Néréidiens (Annélides Polychètes).
Bull. Soc. Zool. Fr., 86, 575-582.
- 267 - DURCHON M., 1962 - Déterminisme endocrine dans la croissance et l'activité génitale chez les Annélides.
Bull. Soc. Zool., 86, n° 5, 547-568.

- 268 - DURCHON M., BOILLY B., 1964 - Etude ultrastructurale de l'influence de l'hormone cérébrale des Néréidiens sur le développement des ovocytes de Nereis diversicolor O. F. Müller (Annélide Polychète) en culture organotypique.
C.R.A.S. Paris, 259, 1245-1247.
- 269 - DURCHON M., CHOQUET M., 1961 - Inhibition de l'épitoque naturelle chez Perinereis cultrifera Grube (Annélide Polychète).
C.R. Soc. Biol., CLV (3), 504.
- 270 - DURCHON M., DHAINAUT A., 1964 - Influence de l'hormone cérébrale des Néréidiens sur la croissance des ovocytes. Etude en culture organotypique.
C.R.A.S., 259, 917-919.
- 271 - HAUENSCHILD C., 1964 - L'influence de l'hormone du cerveau sur le développement postembryonnaire de Platynereis dumerilii.
Ann. Endocrinol. Paris, 25, n° 5 suppl., 49-56.
- 272 - THOMAS J.A., 1930 - Etude d'un processus néoplasique chez Nereis diversicolor O.F.M. dû à la dégénérescence des oocytes et quelquefois des soies.
Arch. Anat. Micr., 26, 251-333.

VI - TECHNIQUES

- 273 - BULMER D., 1959 - Dimedon as an aldehyde blocking reagent to facilitate the histochemical demonstration of glycogen.
Stain Tech., 34, 95-98.
- 274 - CHATTON E., LWOFF A., 1930 - Imprégnation par diffusion argentique de l'infraciliature des Ciliés marins et d'eau douce, après fixation cytologique et sans dessiccation.
C.R. Soc. Biol., 104, 834-836.

- 275 - KARNOVSKY M.J., 1961 - Simple methods for staining with lead at high pH in electron microscopy.
J. Biophys. Biochem. Cytol., 11, 729-732.
- 276 - LISON L., 1960 - Histochimie et cytochimie animales. Principes et méthodes.
Gauthiers-Villars Ed.
- 277 - LUFT J.H., 1961 - Improvements in epoxy resin embedding methods.
J. Biophysic. Biochem. Cytol., 9, 409.
- 278 - REYNOLDS E.S., 1963 - The use of lead citrate at high pH as an electron-opaque stain in electron microscopy.
J. Cell Biol., 17, 208.

