

50376
1973
7

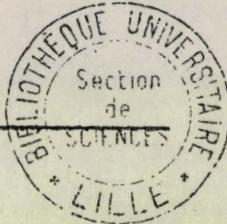
50376
1973
7

UNIVERSITE DES SCIENCES ET TECHNIQUES DE LILLE I
LABORATOIRE DE BIOLOGIE ANIMALE

THESE DE TROISIEME CYCLE
(Biologie Cellulaire)

Jean-François DUBREMETZ

ETUDE ULTRASTRUCTURALE DES MITOSES ET DE L'ORGANITOGENESE AU COURS
DE LA SCHIZOGONIE CHEZ LA COCCIDIE EIMERIA NECATRIX, SPOROZOAIRE
PARASITE DU POULET DOMESTIQUE



Présentée le 26 Janvier 1973
devant la Commission d'Examen

Jury d'examen

M. DURCHON
E. VIVIER
A. HOLLANDE

Président
Rapporteur
Membre Invité

SOMMAIRE

<u>INTRODUCTION</u>	1
<u>1ère partie : MATERIEL ET METHODES</u>	3
I - <u>MATERIEL</u>	3
II - <u>METHODES</u>	4
1 - Entretien de la souche - obtention des oocystes.....	4
2 - Infection expérimentale	4
3 - Microscopie électronique	4
<u>2ème partie : RESULTATS</u>	7
I - <u>RAPPEL DE LA STRUCTURE DU MEROZOITE</u>	7
1 - La paroi	7
2 - Le conoïde et les anneaux apicaux	7
3 - Les microtubules sous pelliculaires	8
4 - Les organites denses de la région antérieure.....	9
5 - Le noyau	9
6 - Les organites et inclusions cytoplas- miques.....	10
II - <u>CROISSANCE DU SCHIZONTE ET MULTIPLICATION NUCLEAIRE</u>	11
A - <u>Dédifférenciation du mérozoïte, croissance du schizonte</u>	11
1 - Le trophozoïte	11
2 - Croissance du schizonte	12
B - <u>Les mitoses schizogoniques</u>	14
1 - Les centrioles	14
2 - Initiation de l'appareil mitotique	15
3 - Développement du fuseau intranucléaire	16
4 - Formation des centrocônes - Evolution du fuseau.....	17

5 - Involution de l'appareil fusorial - Extrusion des centrocônes.....	18
6 - Séparation des noyaux fils	19
7 - Observations sur l'interphase et l'initiation des mitoses.....	19
 <u>III - LA DIFFERENCIATION DES MEROZOITES</u>	 21
A - <u>Observations sur la dernière mitose</u>	21
B - <u>Apparition des organites de la région antérieure du mérozoïte</u>	22
1 - Le Conoïde	22
2 - Le complexe membranaire interne	23
3 - Les microtubules sous pelliculaires	24
4 - Observations de structures périodiques intracytoplasmiques.....	24
5 - Autres organites associés à l'apparition des formations initiales du mérozoïte	25
 C - <u>"Perlage" des mérozoïtes</u>	 26
1 - Le conoïde	26
2 - Le complexe membranaire interne	27
3 - Les microtubules sous pelliculaires	29
4 - Les futures rhoptries	29
5 - Centrioles, centrocône et noyau	30
6 - L'appareil de Golgi	31
7 - Les vacuoles plurimembranaires	32
8 - Cas particuliers de genèse	32
 D - <u>Phase terminale de la différenciation</u>	 33
1 - Apparition des dernières inclusions, libération des germes dans la vacuole hôte.....	33
2 - Maturation des mérozoïtes	35
 <u>3ème partie : DISCUSSION</u>	 36
 <u>I - LA SCHIZOGONIE, PHASE DE CROISSANCE ET DE MULTIPLICATION NUCLEAIRE</u>	 36
A - <u>La dédifférenciation du germe initial</u>	36
B - <u>Croissance du schizonte</u>	37

1 - Modalités générales	37
2 - Structures en relation possible avec la nutrition du parasite	38
3 - Les vacuoles plurimembranaires	39
<u>C - Déroulement de la mitose</u>	40
1 - Les cinétochores et les chromosomes	40
2 - Les centrocônes	42
3 - Les centrioles	44
4 - Les microtubules de l'appareil mitotique	46
5 - L'enveloppe nucléaire	49
6 - Essai d'interprétation du phénomène	49
<u>II - LA SCHIZOGONIE, PHASE DE DIFFERENCIATION DES MEROZOITES</u>	52
<u>A - Mode d'individualisation des mérozoïtes</u>	52
<u>B - Relations entre la dernière mitose et la différenciation</u>	53
<u>C - Modalités de genèse des structures du germe</u>	55
1 - Plasmalemme	55
2 - Complexe membranaire interne	56
3 - Microtubules sous pelliculaires	58
4 - Conoïde	59
5 - Rhoptries	61
6 - Organites cytoplasmiques	62
7 - Micronèmes	64
8 - Paraglycogène	65
<u>RESUME ET CONCLUSION</u>	66

BIBLIOGRAPHIE

APREVIATIONS UTILISEES

- schizontes I, II, III : schizontes de 1e, 2e, 3e génération ;
- mérozoïtes I, II, III : mérozoïtes de 1e, 2e, 3e génération issus
des schizontes I, II, III ;
- nm : nanomètre = $10^{-3} \mu$.

INTRODUCTION

Le sous embranchement des Sporozoaires constitue, parmi les Protozoaires un groupe très particulier, dont tous les représentants sont parasites. A la lumière des nombreux travaux dont ils ont fait l'objet, GRASSE (1953) définit ainsi leur cycle fondamental : il débute toujours par un germe vermiforme et mobile (sporozoïte) qui, arrivé dans son hôte, grossit, se charge de réserves et devient ainsi un schizonte. Le noyau se divise, à plusieurs reprises puis le parasite se découpe en éléments uninucléés (schizozoïtes, mérozoïtes). Les mérozoïtes peuvent être le point de départ d'une nouvelle schizogonie, ou donner naissance à des gamétocytes, à sexes séparés qui engendrent des gamètes. Deux gamètes de sexe opposé s'unissant donnent la copula qui s'enkyste (oocyste) et à partir de laquelle se différencient les sporozoïtes.

Le mode de multiplication de ces Protozoaires est exclusivement représenté par une succession de mitoses dans une masse cytoplasmique indivise, qui se découpe ensuite en cellules uninucléées. Ce processus peut revêtir trois aspects successifs au cours du cycle :

- la schizogonie, qui engendre les mérozoïtes (ou schizozoïtes),
- la gamogonie, qui engendre les gamètes,
- la sporogonie, qui engendre les sporozoïtes.

Nous nous intéresserons ici à la schizogonie, qui donne naissance à une quantité plus ou moins grande de germes fils hautement différenciés dont la structure est comparable à celle du germe initial.

L'avènement de la microscopie électronique a permis d'approfondir notablement la connaissance de la Cytologie des Sporozoaires ; cependant, les progrès ont été relativement lents, entravés par les difficultés rencontrées par les auteurs pour préserver correctement les structures de ces parasites. Les résultats les plus complets sont relatifs à l'ultrastructure des germes infectieux, qui est d'ailleurs remarquablement homogène à travers le groupe (PORCHET-HENNERE et VIVIER 1971). Nous connaissons par contre beaucoup moins bien les mécanismes de la schizogonie (ou de la sporogonie) qui leur donne naissance.

En ce qui concerne les divisions nucléaires, la microscopie électronique a apporté des précisions dans quelques cas particuliers, chez les Grégarines (DESPORTES 1970, PRENSIER 1973) et les Hémospodidies (AIKAWA 1971, HOWELLS et DAVIES 1971). Chez les Coccidiomorphes autres que Plasmodium, les connaissances sont, pour l'essentiel limitées aux

descriptions anciennes en microscopie photonique. La petite taille fréquente de ces parasites n'a d'ailleurs permis ces observations que dans quelques cas favorables et la plupart sont relatives aux genres Aggregata (LEGER et DUBOSCQ 1908, DOBELL 1925, NAVILLE 1925, BELAR 1926) et Klossia (NAVILLE 1927, NABIH 1938). A l'échelle ultrastructurale, des informations fragmentaires ont été apportées (HAMMOND et al 1969, SNIGIREVSKAYA 1969, ROBERTS et al 1970 a, HAMMOND 1971, PORCHET-HENNERE et RICHARD 1971 a, DANFORTH et HAMMOND 1972, KELLEY et HAMMOND 1972, MEHLHORN et al 1972, VIVIER et al 1972) mais il n'existe aucune étude complète du déroulement de la mitose.

L'élaboration des germes infectieux chez les Sporozoaires a été étudiée chez de nombreuses espèces au cours de la schizogonie (revue par PORCHET-HENNERE 1972 a) et dans quelques cas au cours de la sporogénèse (VAN DEN BERG et al, 1967 ; PRENSIER, 1970 a et b ; PORCHET-HENNERE 1971, 1972 b, PORCHET-HENNERE et RICHARD 1971 b, HOWELLS et DAVIES 1971, TERZAKIS 1971). Cependant, la précision de ces observations est très variable, et si, dans la plupart des cas, les modalités générales d'individualisation des germes ont pu être reconstituées, l'origine et le mode de genèse des organites qu'ils renferment sont beaucoup plus rarement mis en évidence.

Notre travail a eu pour objet la Coccidie Eimeria necatrix (JOHNSON, 1930), parasite du tractus digestif du poulet domestique. Cette espèce très pathogène présente les plus gros schizontes parmi les Eimeria intestinales du poulet et s'avère être ainsi un matériel de choix pour l'étude de la schizogonie. Nous rappellerons d'abord l'ultrastructure du mérozoïte (DUBREMETZ, DEA, 1970), puis nous envisagerons le déroulement du phénomène schizogonique lui-même, avec ses deux séquences principales : division nucléaire et différenciation des schizozoïtes.

lère Partie : MATERIEL ET METHODES

lère Partie : MATERIEL ET METHODES

I - MATERIEL

Le cycle de la Coccidie Eimeria necatrix a été décrit par TYZZER, THEILER et JONES (1932), et des précisions complémentaires ont été apportées par la suite (EDGAR 1955, DAVIES 1956, VAN DOORNINCK et BECKER 1957). Il est schématisé sur la figure A.

Les oocystes sporulés sont ingérés par le poulet. Ils sont broyés dans le gésier et les spores sont libérées. Celles-ci passent dans le duodénum où l'action combinée de la trypsine et de la bile excyste les sporozoïtes qui traversent l'épithélium de l'intestin moyen au niveau de l'apex des villosités. Puis, seuls ou véhiculés par des macrophages, les germes se dirigent vers les glandes de Lieberkuhn. Ils envahissent alors les cellules glandulaires et subissent une première schizogonie. Ils deviennent ainsi des schizontes I qui forment environ 200 mérozoïtes I de petite taille ($4 \times 1 \mu$). Ces derniers sont libérés environ 72 heures après l'infestation par éclatement de la cellule hôte et s'introduisent aussitôt dans les cellules glandulaires voisines. Ils se développent alors en schizontes II qui croissent jusqu'à une taille de $40 \times 60 \mu$ et produisent chacun 200 à 300 mérozoïtes II de $10 \times 2 \mu$ environ, qui commencent à apparaître 120 heures après l'infestation. Cette seconde schizogonie constitue l'objet principal de notre étude.

Les mérozoïtes II sont transportés avec le contenu intestinal vers les coecums où le cycle se poursuit : ils colonisent les cellules glandulaires coecales et certains subissent une troisième schizogonie (formant une vingtaine de mérozoïtes III de $10 \times 2 \mu$) tandis que d'autres évoluent en macrogamètes et microgamétocytes. La fécondation conduit à un zygote qui s'enkyste (oocyste), puis est libéré par éclatement de la cellule hôte et rejeté avec les fèces à partir de 6 $\frac{1}{2}$ jours après l'infestation. L'oocyste sporule à l'air libre, en 18 heures à 28° (EDGAR 1955), pour former 8 sporozoïtes répartis deux à deux dans quatre sporocystes.

La souche pure d'Eimeria necatrix nous a été aimablement fournie par le Docteur P. YVORE (Laboratoire de Parasitologie Aviaire, Centre de recherches vétérinaires et zootechniques de TOURS).

Figure A

Cycle d'Eimeria necatrix (Modifié d'après TYZZER, THEILER et JONES, 1932) (DUBREMETZ, DEA, 1970).

A. - Phase intestinale : pénétration des sporozoïtes au sommet des villosités, transport par les macrophages, et schizogonies I et II dans les glandes de Lieberkühn.

B - Phase coecale : gamétogenèse et schizogonie III dans l'épithélium des glandes coecales.

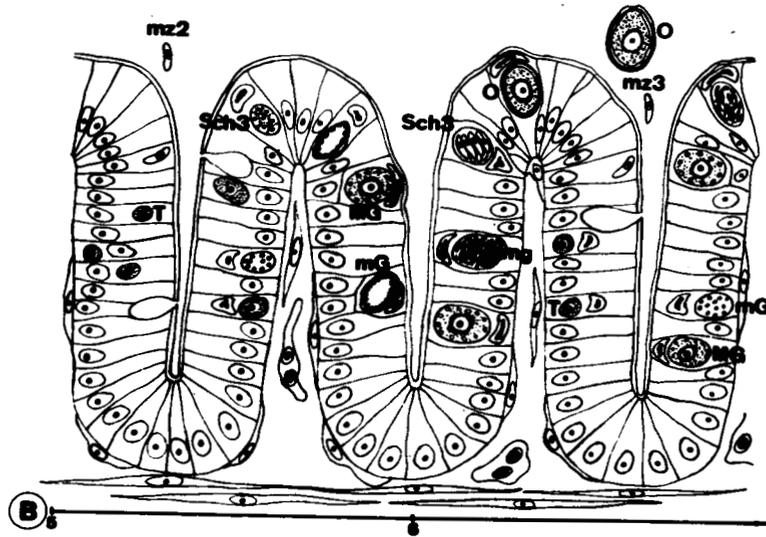
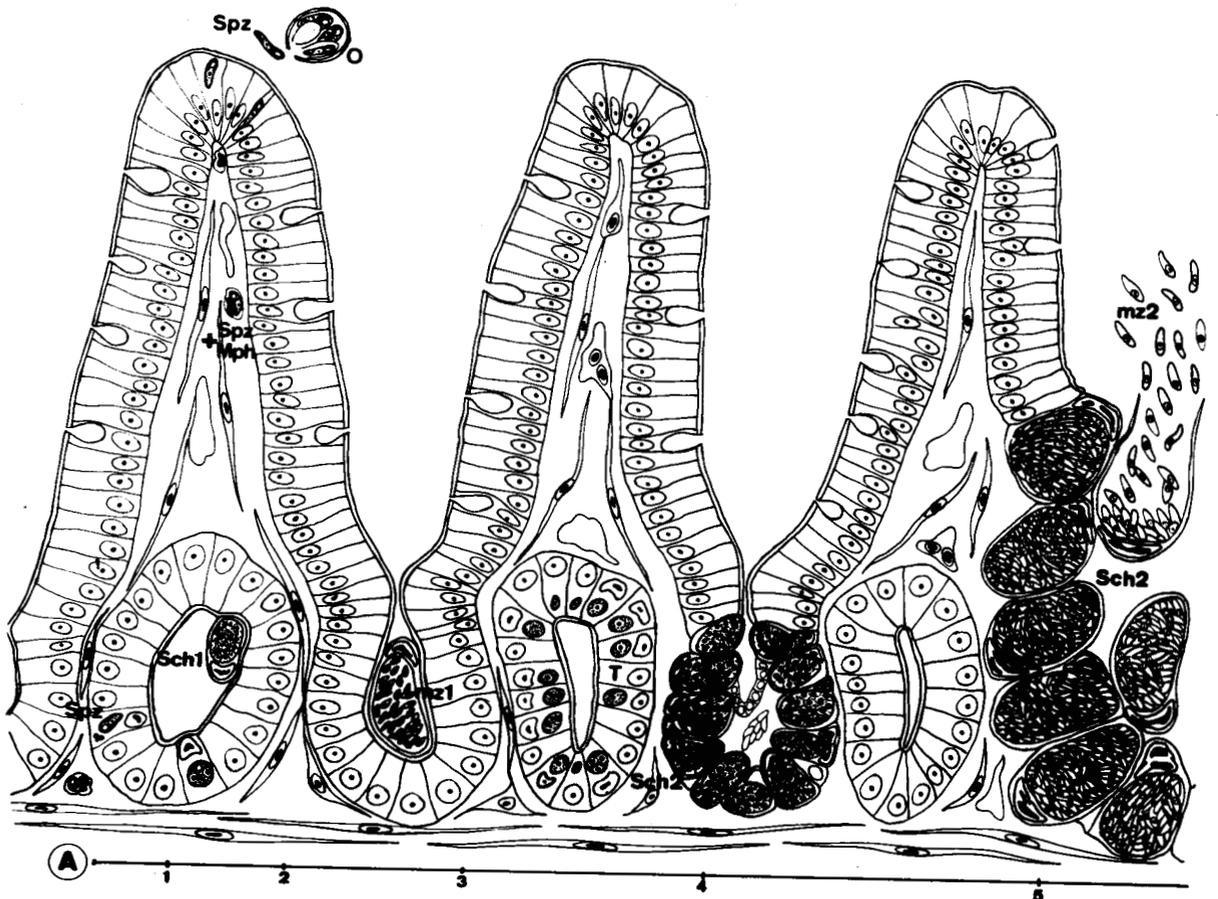
C - 1 à 6, sporulation des oocystes.

En bas, à droite, schéma du tractus intestinal avec la localisation des différentes phases :

- A : schizogonie : intestin moyen, dans la région du diverticule de Meckel (flèche)
- B : gamogonie : coecums
- C : sporogonie externe

Pour A et B, les durées approximatives sont indiquées, en jours après l'infestation.





II - METHODES

1 - Entretien de la souche, obtention des oocystes

Les coecums de poulets parasités sont prélevés 7 jours après l'infestation et leur contenu est suspendu dans une solution de Bichromate de Potassium à 2 %. L'ensemble est brassé par agitation magnétique et oxygéné par barbotage d'air comprimé à la température du laboratoire (20° C environ) pendant 48 heures.

La suspension est ensuite centrifugée à 1500 r.p.m pendant 10 minutes et le culot lavé et centrifugé plusieurs fois dans l'eau distillée. Il est ensuite suspendu dans une solution d'hypochlorite de Sodium (Eau de Javel commerciale diluée à 7,5 %) pendant 30 minutes à 4°. Le culot est ensuite lavé à nouveau à l'eau distillée puis suspendu dans une solution de glycérine (2 volumes de glycerol + 1 volume d'eau), ou de sucrose 1,4 molaire et centrifugé 15 minutes à 2000 r.p.m. Dans ces milieux de densité 1,2 environ, les oocystes sont sélectivement rassemblés en surface par flottation. Ils forment un voile blanchâtre qui est récupéré, lavé à l'eau distillée et resuspendu dans du bichromate de Potassium 0,5 % pour être conservé à 4°.

2 - Infection expérimentale

Des poulets sains, âgés d'environ trois semaines, nourris avec un aliment standard privé d'antibiotiques et d'anticoccidiens, à la diète depuis 12 h, sont inoculés par voie orale avec environ 250 000 oocystes en suspension dans l'eau distillée. Il s'agit là d'une dose importante, entraînant généralement la mort du sujet avant que la gamogonie soit terminée, mais elle permet d'obtenir une très grande quantité de schizontes de seconde génération. Il faut noter en outre que l'âge de la souche influe beaucoup sur ses qualités et pour Eimeria necatrix, une grande part du pouvoir infectieux est perdue après un an de stockage à 4°.

3 - Microscopie électronique

Le poulet est tué par décapitation, rapidement ouvert et des fragments d'intestin moyen sont prélevés, immergés aussitôt dans le fixateur à 4° où ils sont redécoupés au moyen de lames de rasoir en pièces de 1 mm de côté environ qui sont transférées dans du fixateur neuf.

a - Fixation

Les meilleurs résultats ont été obtenus en utilisant la méthode décrite par TERZAKIS (1968) :

- Glutaraldéhyde 2,5 % dans citrate de Sodium 0,1 N ajusté à pH 7,3 pendant 1 heure ;
- Tétroxyde d'Osmium 2 % dans le même tampon pendant 1 heure ;

- Lavage rapide par l'Acétate de Sodium 0,1 N ;
- Post coloration par l'Acétate d'Uranyle à 0,5 % dans le Tampon Acétate de Sodium - Acide Acétique 0,1 N à pH 3,9, pendant 20 minutes ;
- Lavage rapide par l'Acétate de Sodium 0,1 N puis déshydratation.

D'autres fixateurs (Formol Acroléine puis Tétroxyde d'Osmium en tampon Phosphate, Glutaraldéhyde puis Tétroxyde d'Osmium en tampon Cacodylate ou S-Collidine) ont été également employés mais ont donné des résultats inférieurs.

Il faut noter de plus que la fixation en tampon Citrate décrite plus haut fournit des résultats irréguliers : on peut rencontrer dans un même bloc, et à proximité les uns des autres des schizontes plus ou moins bien fixés. D'autre part, si cette technique a généralement permis de préserver correctement les formes immatures, les schizontes mûrs et les mérozoïtes libres étaient moins bien conservés.

Il semble donc que la pénétration du fixateur dans la vacuole hôte est plus ou moins bonne selon les cellules (pour un même stade parasite), et que sa dilution dans le liquide vacuolaire influe sur la qualité du résultat.

b - Inclusion

La déshydratation des pièces a été effectuée par l'acétone ou par l'alcool éthylique (suivi dans ce cas par l'oxyde de propylène), et l'inclusion réalisée dans l'Epon ou l'Araldite.

c - coupes, coloration, observation

Les blocs ont été coupés sur Ultramicrotome Porter Blum MT 1 au moyen de couteaux de verre ou de diamant. Des coupes semifines colorées par le Bleu Azur II ont permis de localiser les parasites.

Les coupes fines ont été recueillies sur grilles nues ou recouvertes d'un film de Parlodion. Pour les coupes sériées, des grilles à barreaux parallèles ou à un seul orifice de 1 x 3 mm, parlodionnées, ont été utilisées. Elles étaient carbonées après la "coloration" pour accroître la stabilité sous le faisceau d'électrons.

Les coupes ont été contrastées par l'acétate d'Uranyle à 2 % dans l'alcool 50°, puis par le Citrate de Plomb (REYNOLDS 1963). Certaines ont été traitées par la réaction Acide Périodique - Thiocarbohydrazide -

Protéinate d'Argent (THIERY 1967) en vue de la mise en évidence des polysaccharides.

Les observations ont été effectuées sur les microscopes électroniques SIEMENS Elmiskop I A à 80 kV et HITACHI HU 11 E à 50 kV

d - Autres techniques

Des colorations négatives de mérozoïtes ont été obtenues en déposant un peu de contenu intestinal riche en germes sur une grille recouverte d'un film parlodion-carbone, et en contrastant par l'acide Phosphotungstique 2 % à pH 7.

La méthode de rotation des clichés (GACHET et THIERY 1964) a été employée pour renforcer certaines structures à symétrie circulaire, en utilisant pour tirer les épreuves un plateau tournant autour d'un axe et gradué en degrés.

2e Partie : RESULTATS

I - RAPPEL DE LA STRUCTURE DU MEROZOITE (Figure B)

Nous rappellerons la structure des mérozoïtes de seconde génération (DUBREMETZ 1970), formés lors de la deuxième schizogonie intestinale, objet principal de notre étude. Des images des mérozoïtes I et III ont également été obtenues, qui montrent une grande similitude d'organisation entre les trois types de germes (DUBREMETZ 1970). La plupart des observations ont été réalisées sur des schizontes mûrs, avant l'éclatement de la cellule hôte.

Le mérozoïte II d'Eimeria necatrix est une cellule allongée, de dimensions moyennes $11 \times 2 \mu$, aux extrémités arrondies (Fig. 1, 2, 3, 9). Un examen rapide permet d'y distinguer une paroi épaisse, un noyau postérieur, diverses inclusions classiques et une région dite "antérieure", légèrement effilée et très différenciée.

1 - La paroi

- Le mérozoïte est entièrement enveloppé par une membrane cytoplasmique de type unitaire, d'épaisseur 8 nm (Fig. 4, 10). Sous ce plasmalemme, et à une distance moyenne de 10 nm s'étend une formation pentalaminée d'épaisseur 14 nm, constituée de deux membranes unitaires accolées (Fig. 4, 8, 10). Ce complexe interne est interrompu sur une courte distance aux extrémités du germe, qui ne sont ainsi couvertes que par la membrane cytoplasmique (Fig. 3, 4, 9).

- Dans la partie médiane de la cellule, le complexe bimembranaire interne s'interrompt également, en un endroit au moins, et forme un épaississement cylindrique creux projeté vers le cytoplasme (Fig. 10). Il s'agit du micropore, dont le diamètre atteint 120 nm, pour une hauteur de 70 nm, et en face duquel la membrane cytoplasmique peut former une légère dépression (Fig. 10).

2 - Le conoïde et les anneaux apicaux

Le conoïde est un organe en forme de tronc de cône situé à l'apex de la cellule. En coupe longitudinale, il apparaît sous l'aspect de deux bandes osmiophiles d'épaisseur 30 nm formant les côtés d'un trapèze de bases $0,3$ et $0,25 \mu$ et de hauteur $0,25 \mu$ (Fig. 3, 4, 7). Sur certaines

images, ces bandes semblent constituées par l'empilement de 6 ou 7 sections arrondies (Fig. 7). L'organite est doublé extérieurement par une fine couche dense d'épaisseur 4nm environ (Fig. 4).

Les colorations négatives (DUBREMETZ 1971 a, et Fig. 5) apportent des précisions supplémentaires sur la structure du conoïde. Celui-ci apparaît ainsi composé de fibres de 30 nm environ, juxtaposées et disposées en spirale pour former le tronc de cône caractéristique. L'ensemble est visualisé dans un seul plan, ce qui lui confère un aspect réticulé difficile à interpréter dans l'espace : en effet, tous les éléments de l'organite sont observés simultanément, et le sens de rotation de la spirale ébauchée par chaque fibre ne peut être déterminé. D'autre part, le nombre de fibres doit être situé, d'après leur épaisseur (30 nm), leur inclinaison (30°), et le diamètre du conoïde (voisin de $0,3 \mu$), entre 15 et 20, mais ne peut guère être mieux précisé.

Sur les coupes longitudinales, deux grains denses de 20 nm surmontent chaque côté du conoïde (Fig. 4, 7). Ils représentent la trace des "anneaux apicaux", formations qui n'apparaissent pas en coloration négative.

A l'extrémité antérieure, contre la membrane cytoplasmique, peut exister une petite vésicule de 60 nm, au centre occupé par un grain dense de 40 nm (Fig. 7).

3 - Les microtubules sous pelliculaires

Sur les coupes transversales, les mérozoïtes présentent à la périphérie une vingtaine de sections circulaires de diamètre 20 nm, à centre clair de 8 à 10 nm, disposées à intervalles réguliers contre la face interne de la paroi (Fig. 8, 10).

Les coupes longitudinales (Fig. 3, 4), et surtout les colorations négatives (Fig. 5, 6) montrent qu'il s'agit d'un système de 22 microtubules insérés antérieurement sur un anneau de diamètre $0,3 \mu$ environ, entourant la base (Fig. 5) ou l'apex (Fig. 3, 4, 7) du conoïde.

Cet anneau a pour section un triangle allongé dont le sommet entre en contact avec l'extrémité du complexe membranaire interne (Fig. 4). Il est constitué par un matériel dense dans lequel les microtubules viennent s'ancrer sur une longueur de 50 nm environ (Fig. 6). L'aspect discontinu de cet anneau en coloration négative (Fig. 6) indique qu'il n'a pas une section constante, mais s'amincit entre les microtubules.

Ces derniers s'étendent postérieurement au moins jusqu'au niveau du noyau (Fig. 3). Ils présentent, à grossissement élevé, une double striation suggérant l'existence d'une douzaine de protofibrilles formées elles-mêmes de sous unités de 4×8 nm (DUBREMETZ 1971 a).

4 - Les organites denses de la région antérieure

Deux types d'organites denses particuliers coexistent dans le tiers antérieur du mérozoïte.

- De nombreux éléments en forme de navettes, de 200×60 limités par une membrane unitaire, disposés en amas plus ou moins ordonnés, et souvent allongés selon l'axe du germe (Fig. 1, 3, 4, 7, 8). Ce sont les micronèmes, qui peuvent être observés jusque dans le conoïde (Fig. 4) et sont parfois visualisés en coloration négative (Fig. 5).

- Quelques organites claviformes, à l'extrémité renflée en ampoule de $0,2 \mu$ surmontée d'un long pédoncule (jusqu'à 2μ , Fig. 3) de diamètre voisin de $0,1 \mu$, qui pénètre dans le conoïde et se termine à la hauteur des anneaux apicaux, ou contre la vésicule apicale quand elle existe (Fig. 3, 4, 7). Ce sont les rhoptries, dont la densité est comparable à celle des micronèmes, et qui sont, comme eux, limitées par une membrane unitaire.

Sur certaines coupes longitudinales, une baguette dense de 30 nm apparaît entre les pédoncules des rhoptries, sur une longueur voisine de 1μ , et qui s'épaissit (50 nm) dans le conoïde (Fig. 7). Au même niveau, les colorations négatives mettent en évidence une (ou deux, DUBREMETZ 1971 a) fibres de 20 nm, s'allongeant selon l'axe du conoïde sur une longueur de $0,3 \mu$.

5 - Le noyau

Il est logé dans le tiers postérieur du mérozoïte, de taille $1,2 \times 2 \mu$, et muni d'une enveloppe de type classique (Fig. 1, 8, 11, 128, 132). Le nucléoplasme est finement granuleux. Des plaques de chromatine très osmiophiles sont appliquées contre l'enveloppe (Fig. 8). Un nucléole subsphérique de $0,5 \mu$ est présent postérieurement (Fig. 124, 132).

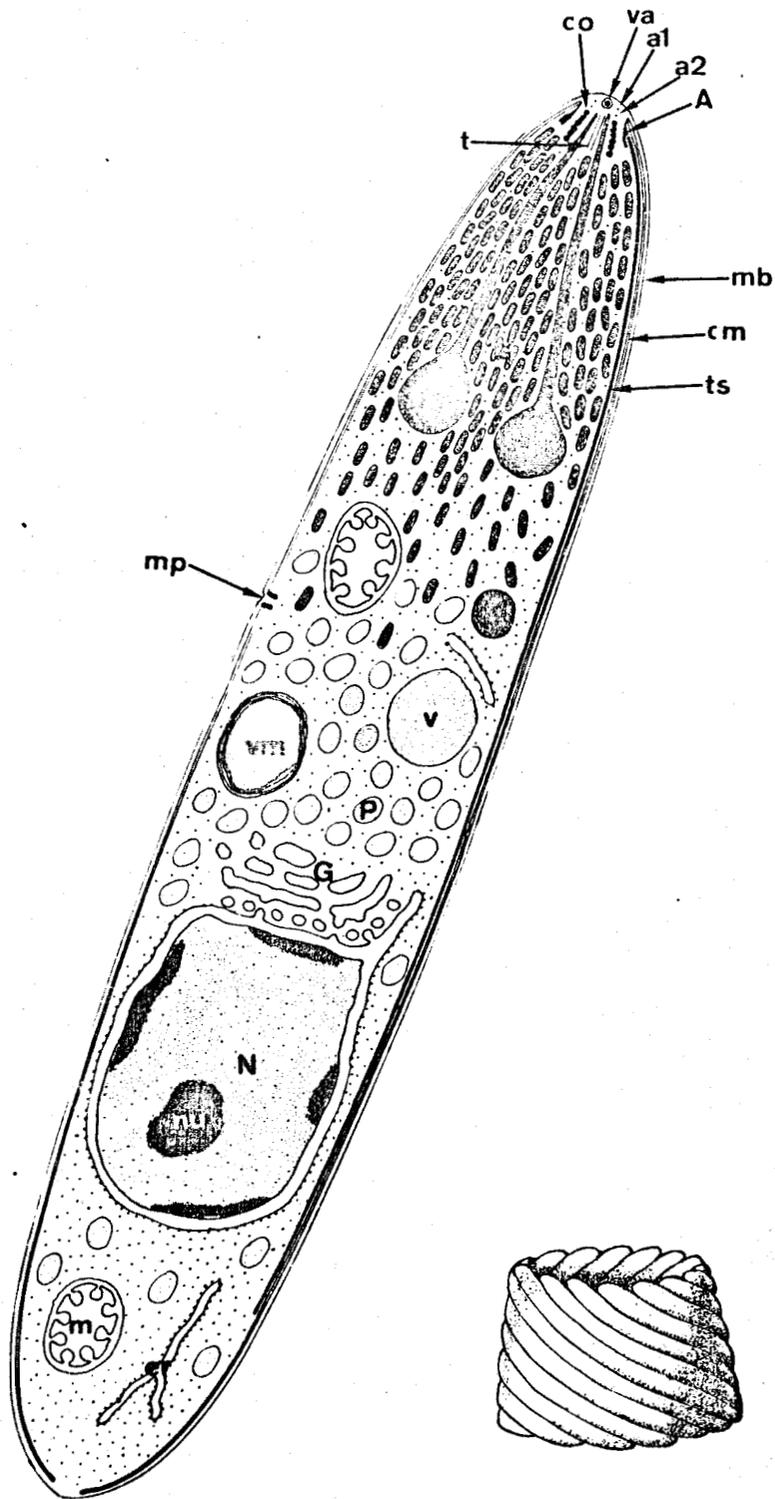
6 - Les organites et inclusions cytoplasmiques

- a. - Quelques mitochondries à matrice généralement claire sont présentes, globuleuses et de taille moyenne $0,4 \mu$. Leurs crêtes sont de courtes ampoules de 50 nm environ (Fig. 3, 4, 8).
- b. - L'ergastoplasme forme des saccules allongés (Fig. 8). De très nombreux ribosomes sont libres dans le cytoplasme auquel ils confèrent un aspect dense caractéristique. (Fig. 4, 8).
- c. - L'appareil de Golgi est représenté par un unique dictyosome constitué d'un petit nombre de saccules aplatis et de vésicules appliquées contre la face antérieure du noyau (Fig. 3).
- d. - Des globules denses, de $0,3 \mu$, limités par une membrane unitaire, sont répartis dans la moitié antérieure du mérozoïte (Fig. 1, 3, 8).
- e. - Une ou plusieurs vacuoles plurimembranaires de taille voisine de $0,5 \mu$ sont visibles dans la région médiane du germe (Fig. 3).
- f. - Des vacuoles limitées par une membrane unitaire, et au contenu clair (Fig. 4) ou granuleux (Fig. 3) sont disséminées dans la moitié antérieure de la cellule.
- g. - Le paraglycogène occupe une bonne part du tiers médian du mérozoïte. Il apparaît sous forme de granules polymorphes, souvent ovoïdes, et de taille $0,1$ à $0,3 \mu$, dépourvus de paroi (Fig. 1, 3). Ils sont généralement clairs (Fig. 1, 3). La réaction Thiocarbohydrazide - Protéinate d'Argent, après oxydation périodique (THIERY 1967), les met en évidence sous la forme de grains denses à centre parfois plus clair et finement ponctué (Fig. 11).

Figure E

- Représentation schématique du mérozoïte d'Eimeria necatrix (a1, a2 : anneaux apicaux ; A : anneau d'insertion des micro-tubules sous pelliculaires ; cm : complexe membranaire interne ; co : conoïde ; er : ergastoplasme ; gd : granule dense ; G : dictyosome ; m : mitochondrie ; mb : membrane cytoplasmique ; mp : micropore ; N : noyau ; nu : nucléole ; P : paraglycogène ; Rh : rhoptrie ; s : micronèmes ; t : paire de microtubules dans le conoïde ; ts : microtubule sous pelliculaire ; v : vacuole ; va : vésicule apicale ; vm : vacuole plurimembranaire).

- En bas à droite, interprétation de la structure du conoïde (DUBREMETZ, DEA 1970). Le nombre de fibres a été fixé arbitrairement à 15.



BUS
LILLE

II - CROISSANCE DU SCHIZONTE ET MULTIPLICATION NUCLEAIRE

Après avoir pénétré dans la cellule hôte, le mérozoïte I évolue en trophozoïte uninucléé. Puis le noyau se divise (le parasite reçoit alors le nom de schizonte) plusieurs fois tandis que le volume cytoplasmique s'accroît.

Nous envisagerons d'abord les modalités générales de croissance du schizonte, et ensuite le déroulement des mitoses.

A, Dédifférenciation du mérozoïte - Croissance du schizonte

1 - Le trophozoïte

La pénétration du mérozoïte dans la cellule hôte n'a pu être observée. Les stades infectieux les plus précoces ($3 \times 4 \mu$) sont ovoïdes, avec un noyau elliptique ($1,2 \times 1,8 \mu$) renfermant un nucléole excentré (Fig. 12). Un tel trophozoïte est logé dans une vacuole creusée dans la cellule hôte et limitée par une membrane unitaire. L'espace vacuolaire est clair et renferme quelques condensations (Fig. 12, 13).

L'apex du mérozoïte originel peut encore être reconnaissable par la persistance de certaines structures caractéristiques (Fig. 12). Ainsi, l'anneau d'insertion des microtubules sous pelliculaires, ces microtubules, des micronèmes, et des formations denses vacuolisées résultant peut-être de l'involution des rhoptries peuvent encore être observées (Fig. 12). La paroi cellulaire est représentée par une membrane unitaire, mais, par places, subsistent des lambeaux du complexe membranaire interne du mérozoïte (Fig. 12, 13).

Un micropore est visible sur une coupe (Fig. 13). Il est formé par une invagination en ampoule de la membrane cytoplasmique de profondeur $0,2 \mu$, doublée à la base par deux piliers denses. Ces derniers sont l'homologue du micropore du mérozoïte, mais n'ont plus de rapport avec le complexe membranaire interne qui a presque totalement disparu.

Le cytoplasme du trophozoïte renferme de nombreux ribosomes, un ergastoplasme peu développé et quelques mitochondries. Dans certains cas, la cellule présente une plage dépourvue de ribosomes où sont accumulés des granules polyédriques de $0,1$ à $0,2 \mu$ dont l'aspect finement ponctué rappelle celui du paraglycogène (Fig. 13).

Le noyau du trophozoïte devient arrondi et son diamètre atteint 2μ (Fig. 13). Le nucléole passe d'une taille de $0,5$ à environ 1μ (Fig. 13).

2 - Croissance du schizonte

Le trophozoïte croît légèrement et évolue ensuite en schizonte. Le déroulement des mitoses sera décrit au paragraphe suivant. Nous envisagerons ici le schizonte dans son ensemble.

a, Celui-ci voit son diamètre passer de $4\ \mu$ (Fig. 13) à environ $30\ \mu$ (Fig. 18) au cours de cette phase. La taille de la vacuole hôte croît simultanément, et la membrane unitaire qui la limite forme de nombreux replis sinueux, aplatis, d'épaisseur constante (24 nm), et dont la longueur atteint $1,5\ \mu$ (Fig. 15, 16, 17, 19). La largeur de ces formations est difficilement mesurable, mais doit être de quelques centaines de nanomètres, car on peut les suivre sur plusieurs coupes successives (Fig. 15). Nous n'avons jamais observé de continuité entre ces microplis et la membrane du schizonte. Le diamètre de la vacuole est généralement très peu supérieur à celui du parasite, et l'espace vacuolaire est clair, dépourvu d'inclusions autres que les microplis (Fig. 16, 19).

b, Le schizonte est limité par une membrane unitaire (voir par exemple Fig. 31), et il ne reste plus aucune trace du complexe membranaire interne du mérozoïte.

c, Il renferme un nombre croissant de noyaux (Fig. 16, 18, 19) de diamètre moyen $2\ \mu$, tous répartis à la périphérie, contre la surface cellulaire dont ils sont séparés par les diplosomes. (La structure de ces derniers sera décrite au paragraphe suivant).

d, L'ergastoplasme est représenté par de très longues lames : certaines longent la membrane cytoplasmique (Fig. 16, 19) et d'autres sont disposées parallèlement entre elles pour former des empilements disposés au centre du parasite (Fig. 16) ou latéralement (Fig. 19). Il existe aussi de courtes lames ergastoplasmiques éparses dans la cellule (Fig. 16, 19).

e, L'appareil de Golgi est présent sous la forme de petits dictyosomes situés à proximité des noyaux (Fig. 16, 19), et souvent proches des pôles de l'appareil mitotique (Fig. 39, 48, 54, 60). Dans tous les cas, une rangée de vésicules de 50 nm à centre clair et à paroi d'épaisseur 8 à 10 nm apparaît alignée contre l'enveloppe nucléaire (Fig. 39, 45, 48, 54, 60) et sépare cette dernière des saccules et vésicules golgiens.

f, Les mitochondries sont nombreuses, globuleuses, de taille 0,5 à 1 μ , souvent groupées. Elles sont munies de crêtes en ampoules caractéristiques (Fig. 16, 19).

g, Le cytoplasme renferme également plusieurs types d'inclusions vésiculeuses :

- Des vacuoles plurimembranaires (Fig. 16, 19, 20, 26), qui sont des formations au contour arrondi, présentant parfois un étranglement (Fig. 20) et de taille 0,5 à 1,5 μ . Elles sont limitées par 3 ou 4 membranes unitaires irrégulièrement écartées les unes des autres et accolées par places (Fig. 20). Leur contenu est dense, finement granuleux et souvent homogène, mais il peut présenter des zones plus osmiophiles (Fig. 26).

- Des vacuoles à membrane simple, dont certaines sont de grande taille (0,5 à 1,5 μ) et renferment des profils membranaires arrondis, et d'autres, plus petites (0,1 à 0,5 μ) sont optiquement vides ou contiennent un granule très dense de 0,1 à 0,2 μ (Fig. 16, 19, 62, 63, 65). Les grandes vacuoles sont souvent groupées au centre du cytoplasme (Fig. 16), en un amas parfois visible en microscopie photonique (Fig. 18).

- Des inclusions arrondies, de 1 μ environ, sans membrane limitante, au contenu légèrement dense, parfois rétracté, souvent plissé lors de la coupe, et qui représentent sans doute des globules lipidiques (Fig. 16, 19).

- Il faut noter l'absence totale de grains de paraglycogène pendant toute la phase de croissance du schizonte.

h, Des micropores sont présents à la surface du parasite. Ils sont peu nombreux. La plupart de ceux que nous avons observés montraient une invagination profonde de la membrane cytoplasmique enserrée à la base par deux piliers denses représentant la trace d'un cylindre de diamètre 120 nm et de hauteur 50 nm (Fig. 21, 22, 23, 24). L'invagination du plasma-lemme peut être tubulaire, et renfermer un matériel faiblement dense (Fig. 21). Mais elle peut également former une ampoule renfermant une vésicule de 0,2 à 0,4 μ limitée par une membrane unitaire et au contenu granuleux (Fig. 22, 23, 24). Parfois, des formations identiques aux microplis de la membrane vacuolaire sont également présentes dans l'ampoule (Fig. 24), et le passage d'un tel matériel à travers le col du micropore a d'ailleurs pu être observé (Fig. 22). L'invagination de la membrane cytoplasmique peut être doublée par une lame d'ergastoplasme (Fig. 24).

Des vésicules intracytoplasmiques au contenu identique à celui des ampoules ont parfois été rencontrées. L'une d'elles est présentée à la figure 25 : elle est limitée par deux membranes unitaires accolées et entourée par une lame ergastoplasmique.

B, Les mitoses schizogoniques

Comme nous l'avons signalé plus haut, les noyaux du schizonte en cours de croissance sont toujours disposés à la périphérie du cytoplasme, près de la membrane plasmique (Fig. 16, 19). A chacun d'entre eux est associée une paire de centrioles de structure et de disposition particulière

Les schizontes II formant chacun 200 à 300 mérozoïtes, il doit se dérouler 7 à 8 ($2^8 = 256$) divisions successives du noyau initial. Celles-ci sont réparties sur toute la phase de croissance, sauf la dernière, qui accompagne la différenciation des mérozoïtes. La taille des noyaux observés est relativement constante, et comprise entre 2 et $2,5 \mu$ (Fig. 12, 13, 16, 18, 19), sauf au cours des mitoses où elle atteint $5 \times 2 \mu$ (Fig. 63). Tous les noyaux renferment un volumineux nucléole de texture granulo-fibrillaire (Fig. 26). L'enveloppe nucléaire est de type classique, et munie de pores (Fig. 26, 39, 48).

Nous avons observé de nombreuses figures mitotiques qui, pour la clarté de l'exposé, ont été groupées en cinq phases, telles qu'elles semblent se succéder. Avant d'en aborder l'étude, nous décrirons les centrioles, qui sont étroitement associés aux divisions nucléaires.

1 - Les centrioles

Ces organites ont souvent été observés dans les schizontes d'Elmeria necatrix, au cours de la croissance et également lors de l'individualisation des mérozoïtes.

En coupe transversale (Fig. 32, 33, 36, 37, 38, 51, 70, 74, 79, 80, 90, 96) ils montrent 9 sections circulaires de diamètre 25 nm, et d'épaisseur 5 nm, disposées régulièrement sur une circonférence de diamètre externe 150 nm. Au centre de l'organite, une autre section circulaire de diamètre voisin de 30 nm est présente, qui nous est apparue dans un cas formée d'une douzaine de sous unités de 5 à 6 nm entourant un centre clair (Fig. 36 a). Les sections périphériques semblent également constituées de sous unités, de taille 5 nm, visibles à fort grossissement (Fig. 37 b).

Les coupes longitudinales de centrioles montrent qu'ils sont formés de tubules, de longueur 120 nm (Fig. 26, 27, 29, 30, 31, 42, 58, 60, 76, 84). Le tubule central doit être un peu plus court, car il n'apparaît pas sur toutes les sections transversales (Fig. 38).

L'application aux clichés de la technique de rotation (GACHET et THIERY 1964) (Fig. 36 b) révèle des détails nouveaux, et renforce en particulier de petites bandes denses de 4×10 nm, situées en face de chaque tubule périphérique.

Les coupes favorables montrent que les centrioles sont groupés par paires, en diplosomes dont les deux éléments sont parallèles ou forment entre eux un angle très faible (Fig. 30, 32, 33, 37, 38, 42, 46, 51, 58, 74, 76, 79, 80). La distance entre les deux organites, de centre à centre, est en moyenne de 250 nm, et peut varier de 200 (Fig. 30, 32, 33) à 300 nm (Fig. 37, 38, 80).

Les diplosomes ont toujours été observés à proximité de la membrane cytoplasmique pendant la phase de croissance du schizonte, l'axe des centrioles étant perpendiculaire à la surface cellulaire, et ceux-ci étant séparés de cette dernière par une distance d'environ 30 nm (Fig. 30). Cette orientation souffre de très rares exceptions (Fig. 53, 54), et il s'agit d'ailleurs dans ces cas de formations centriolaires douteuses, incomplètement structurées.

Lors de la genèse des mérozoïtes, le complexe membranaire interne vient s'immiscer entre la membrane cytoplasmique et les diplosomes (Fig. 76, 84), et c'est contre celui-ci que s'appliquent les centrioles, qui peuvent ainsi occasionnellement s'enfoncer dans le cytoplasme avec lui (Fig. 86).

A tous les stades de la schizogonie, les centrioles ont été observés à proximité des noyaux, et aux pôles de ceux-ci pendant les mitoses.

2 - Initiation de l'appareil mitotique

Les images de division les plus précoces montrent un court faisceau osmiophile de $0,5$ à $0,7 \mu$ sur $0,15 \mu$ environ, qui traverse l'apex du noyau parallèlement à la surface cellulaire (Fig. 26, 27, 28, 31, 32, 33). L'enveloppe nucléaire, invaginée au niveau des extrémités de ce faisceau, l'entoure d'un manchon ouvert de part et d'autre en face des centrioles (Fig. 26, 27, 31, 32). Dans la plupart des cas, ce manchon est entièrement intranucléaire (Fig. 26, 27), ou est réduit à une arche formée par le noyau au-dessus du faisceau (Fig. 32). Mais il arrive que sa partie supérieure soit accolée à

l'enveloppe nucléaire et se confond avec celle-ci à ce niveau (Fig. 31 a) ; une image pourrait représenter une coupe transversale de ce cas particulier (Fig. 35). Cependant son interprétation est délicate, et il peut s'agir simplement d'une coupe latérale de centrosôme, en cours de mitose (voir & 4)

Le faisceau est constitué généralement par un matériel fibrillaire (Fig. 27, 28, 31, 32, 33), parfois plus osmiophile contre les parois (Fig. 27-28), et qui se prolonge jusqu'au contact des centrioles (Fig. 26, 27, 31, 32, 33). Sur certaines images sont en outre visibles quelques microtubules longitudinaux de profil sinueux (Fig. 26).

La paroi du manchon séparant le faisceau du nucléoplasme est percée de nombreux pores circulaires de diamètre 35 nm environ (Fig. 31).

Dans la moitié proximale du noyau, la chromatine est dispersée sous la forme de petites mottes osmiophiles (Fig. 26), parfois plus nettement condensée (Fig. 32). Certaines de ces mottes sont voisines du manchon décrit ci-dessus, et dont la surface externe est couverte d'une couche dense irrégulière (Fig. 26). Des formations trilaminées aplaties (deux feuillets denses séparés par un espace clair) de 30 x 70 nm sont parfois observées à ce niveau, disposées parallèlement au fuseau (Fig. 28, 32)

Certaines coupes d'orientation favorable montrent qu'à chaque pôle de ces formations initiales est associé un diplosome (Fig. 32, 33, 38). La disposition relative de ces deux paires de centrioles n'est pas constante elles peuvent s'aligner approximativement selon l'axe du faisceau (Fig. 32, 38) ou être presque perpendiculaire à celui-ci (Fig. 33).

3 - Développement du fuseau intranucléaire

Les images du développement ultérieur de l'appareil mitotique montrent un court fuseau intranucléaire, de longueur 0,6 μ environ, comprenant un petit nombre de microtubules de 20 à 22 nm (Fig. 39, 41, 42). Du manchon qui entourait le faisceau initial ne persistent que les extrémités, qui coiffent le fuseau de part et d'autre tout en restant ouvertes vers les centrioles (Fig. 39, 41, 42). Certains microtubules semblent joindre les deux pôles (Fig. 39, 41, 42), tandis que d'autres divergent vers le nucléoplasme (Fig. 41, 42).

Le fuseau s'allonge jusqu'à atteindre une longueur d'environ 2 μ (Fig. 43, 44). Il existe encore à ce stade des microtubules continus, au profil parfois sinueux. (Fig. 44). Dans un tel noyau, d'autres microtubules issus de l'un des pôles paraissent s'interrompre au niveau de formations aplaties de 30 x 70 nm, constituées de deux lames denses de 10 nm environ, séparées par un espace clair, et auxquelles sont associées, sur

la face distale, des mottes de chromatine (Fig. 44). Il semble s'agir là des cinétochores des chromosomes, qui étaient déjà apparus aux stades précédents (Fig. 28, 32) et sont ici nettement visualisés. A la figure 43, l'un de ces cinétochores peut être observé au voisinage d'un pôle.

Bien que dans la plupart des cas le fuseau soit présent à ce stade de la caryocinèse, nous avons rencontré un noyau où il semblait faire défaut (Fig. 40). Les deux pôles de l'appareil mitotique sont peu éloignés ($0,8 \mu$), montrent de courts microtubules dans un matériel dense et sont coiffés par l'invagination de l'enveloppe nucléaire. Aucun fuseau n'apparaît entre eux et les cônes polaires sont limités à la base par des condensations d'aspect identique à celui des cinétochores. Le seul lien entre les pôles est une bandelette dense de 300×70 nm, au centre de laquelle vient s'insérer une autre bandelette disposée perpendiculairement à la première et rejoignant à son extrémité une masse de chromatine.

4 - Formation des centrocônes - Evolution du fuseau

Aux stades ultérieurs, le cône formé à chaque pôle par l'invagination de l'enveloppe nucléaire est refermé à la base ; au niveau de celle-ci, l'enveloppe est traversée par les microtubules fusoriaux (Fig. 46, 48 a, 56). Cette structure est un centrocône, qui subsiste, en évoluant, jusqu'à la fin de la caryocinèse. Elle semble toujours ouverte vers les centrioles (Fig. 45, 49, 52, 54, 58, 59) et représente le lien morphologique entre ceux-ci et les microtubules par l'intermédiaire d'un matériel finement granulaire (Fig. 52, 54, 58, 59). Les dimensions du centrocône, de base et de hauteur sensiblement égales sont en moyenne de $0,2$ à $0,3 \mu$.

A ce stade, les axes des pôles, qui étaient jusque là confondus ou légèrement divergents, sont inclinés vers le nucléoplasme. Nous sommes alors en présence de deux hémifuseaux formant parfois entre eux un angle très aigu (Fig. 45, 47). Les microtubules issus d'un même centrocône peuvent déterminer entre les extrêmes un angle voisin de 90° (Fig. 46, 48) ; certains atteignent la zone médiane du noyau (Fig. 45, 48 a, 51), mais aucun ne semble joindre les deux pôles. Les chromosomes sont plus ou moins condensés à ce stade, généralement groupés en deux lots disposés respectivement dans l'espace occupé par les hémifuseaux et proches des pôles (Fig. 45, 46, 48, 51). La base des centrocônes est couverte par une couche dense irrégulière contre laquelle peuvent apparaître des cinétochores (Fig. 51).

Les noyaux sont alors légèrement allongés ; la distance entre les pôles atteint $2,5 \mu$ (Fig. 48, 51) ; cependant, dans les cas où les hémifuseaux forment entre eux un angle très aigu, cette distance est plus faible et voisine de 1μ (Fig. 45, 47), et le noyau apparaît comprimé latéralement (Fig. 45) ou arrondi (Fig. 47).

5 - Involution de l'appareil fusorial - Extrusion des centrocônes

Aux stades ultérieurs, il n'y a généralement plus de microtubules dans le nucléoplasme (Fig. 49, 52, 53, 55, 57). Ceux-ci persistent dans les centrocônes, à la base desquels ils se terminent dans des interruptions de l'enveloppe nucléaire obturées par un matériel dense (Fig. 52, 53, 55, 57, 61). Les chromosomes, de plus en plus condensés à mesure que progresse la caryocinèse, sont assemblés à la périphérie des centrocônes (Fig. 49, 52, 53, 56). La base de ceux-ci est couverte extérieurement par une bande de matériel fibrillaire de 40 nm d'épaisseur environ, contre laquelle sont plaqués les cinétochores (Fig. 52, 53, 57). La distance entre les pôles peut varier de 1μ (Fig. 52) à 3μ (Fig. 49), et leurs axes respectifs forment un angle obtus (Fig. 49) mais peuvent parfois être parallèles (Fig. 52).

Jusqu'à ce stade, les centrocônes étaient formés par une invagination en ampoule de l'enveloppe nucléaire. Par la suite, ils semblent émerger hors du noyau, et leur base est alors en continuité avec l'enveloppe (Fig. 50 a, 58, 59, 61). Leur paroi est formée par l'évagination du feuillet externe du nucléolemmme, et elle peut communiquer avec la lame ergastoplasmique parallèle à la surface cellulaire (Fig. 57 b). Sur certaines images, la base du centrocône n'est reliée à l'enveloppe nucléaire que d'un côté, et de l'autre, le contenu de l'organite est au contact du nucléoplasme (Fig. 54, 55). Dans l'un de ces noyaux (Fig. 54), des microtubules issus du pôle persistent dans le nucléoplasme.

Les centrocônes ayant émergé hors du noyau sont encore ouverts à l'apex (Fig. 58, 59) ; ils ont une forme généralement conique, mais certains peuvent prendre en coupe l'aspect d'une mitre (Fig. 58). Les microtubules qu'ils renferment convergent toujours vers un matériel dense en contact avec les centrioles (Fig. 58, 61).

Contre la base des centrocônes, les cinétochores sont encore visibles (Fig. 61), mais ils tendent à perdre leur individualité pour former une couche dense trilaminée parallèle à l'enveloppe nucléaire (Fig. 58 - 59).

Dans un noyau dont les centrocônes sont en cours d'extrusion, nous avons pu constater la persistance d'un microtubule s'allongeant parallèlement à l'axe des pôles (Fig. 50 b).

6 - Séparation des noyaux fils

La répartition des nucléoles entre les futurs noyaux fils semble être le dernier événement ^{intervenant} avant la caryodiérèse. Pendant les phases précédentes, le nucléole était logé dans la région distale du nucléoplasme (Fig. 26, 40, 43, 44, 46, 48, 49, 54, 58, 61). Sur une image, il semble s'étirer vers le pôle alors que les microtubules fusoriaux sont en voie de disparition (Fig. 60). Puis, dans un noyau très allongé (5μ), on observe deux nucléoles, les chromosomes étant rassemblés aux pôles et les centrocônes encore présents (Fig. 63). Nous avons cependant rencontré un long noyau où le nucléole est encore unique et médian, et où persistent d'ailleurs quelques microtubules (Fig. 62). D'autre part, un noyau arrondi à deux nucléoles a également été observé. (Fig. 16)

Le noyau pourrait s'allonger considérablement en fin de mitose, et il ne subsiste entre les noyaux fils qu'un long canal étroit ($0,25\mu$) parcouru par un microtubule (Fig. 64). Mais le plus souvent les noyaux fils restent accolés dans la membrane externe commune, tandis que leurs membranes internes s'individualisent par infléchissement progressif dans le plan médian (Fig. 65, 66). Les centrocônes sont encore présents, ainsi que les centrioles (Fig. 65).

La séparation complète des noyaux fils est réalisée par pincement de la composante externe de l'enveloppe ; la figure 67 montre le stade ultime de la division où seule une étroite communication unit encore les deux espaces périnucléaires (Fig. 67).

7 - Observations sur l'interphase et l'initiation des mitoses

Une mitose peut débuter avant que la précédente soit terminée (Fig. 66) : un court fuseau ($0,6\mu$) est visible dans un noyau encore réuni à son noyau frère par une membrane externe commune. Dans ce cas, il n'y a pas d'interphase.

Nos résultats relatifs à l'initiation de la mitose sont très fragmentaires. Le dédoublement du diplosome n'a pu être observé. Sur une coupe, deux centrioles sont reliés à leur base par un pont fibrillaire tangent à la surface nucléaire, qui est quelque peu perturbée à ce niveau (Fig. 30). Dans un autre cas, des sections transversales de microtubules

sont appliquées contre l'enveloppe nucléaire invaginée en une cupule de $0,2 \mu$ remplie d'un matériel dense (Fig. 34). Ces deux images pourraient représenter des stades antérieurs à celui du manchon initial intranucléaire. Mais nous avons également rencontré des centrioles écartés et sans rapports apparents entre eux (Fig. 29). Il est possible cependant qu'une formation intermédiaire existe dans un autre plan que celui de la coupe.

III - LA DIFFERENCIATION DES MEROZOTTES

Lorsque le schizonte atteint environ 30μ (fig. 18), et renferme alors une centaine de noyaux, des formations nouvelles apparaissent dans la couche superficielle du cytoplasme (Fig. 68). C'est ainsi que commence la seconde phase du processus schizogonique : l'élaboration des mérozoïtes à partir d'une cellule plurinucléée indifférenciée. Cette phase semble se dérouler de manière synchrone pour tous les mérozoïtes d'un même schizonte (Fig. 68), et elle est associée à la dernière mitose.

Trois stades importants peuvent être distingués, que nous envisagerons successivement après quelques observations concernant la dernière division nucléaire :

- L'apparition des organites de la région antérieure du mérozoïte.
- Le "perlage" des mérozoïtes.
- L'apparition des dernières inclusions, la libération des mérozoïtes et leur maturation.

A - Observations sur la dernière mitose

Les formes précoces de différenciation des mérozoïtes ont toujours été observées au voisinage des pôles de noyaux en cours de mitose (Fig. 71, 72, 74, 76, 77, 78). Dans la plupart des cas (Fig. 72, 74, 76, 77, 78), ces pôles sont matérialisés par des centrocônes extranucléaires identiques à ceux que nous avons décrits plus haut, et à la base desquels les cinétochores (Fig. 72, 78) ou une couche dense trilaminée (Fig. 77) sont reconnaissables. Cependant, il arrive que ces formations initiales apparaissent aux pôles d'un noyau dans lequel est tendu un court fuseau microtubulaire ($0,6 \mu$), représentant donc un stade mitotique beaucoup plus précoce (Fig. 71).

Nous verrons plus loin que cette dernière division nucléaire se termine très tardivement, vers la fin du "perlage" des mérozoïtes. (Fig. 123).

Au cours de cette seconde phase de la schizogonie, la répartition de la chromatine dans les noyaux diffère de celle qui existe chez le schizonte en cours de croissance : dès le début, et à mesure que progresse l'individualisation des schizozoïtes, cette substance est très condensée, et elle tend à se plaquer contre l'enveloppe nucléaire à proximité des pôles (Fig. 72, 78, 83, 93).

B - Apparition des organites de la région antérieure du mérozoïte

La différenciation des mérozoïtes débute par l'apparition, auprès de chaque diplosome, d'un anneau dense, de diamètre 0,2 à 0,25 μ , et d'épaisseur 25 à 30 nm, décelable sur les coupes tangentielles du schizonte (Fig. 69, 70, 71, 73, 74, 75). Chacun de ces anneaux est entouré par une formation circulaire discontinue, à partir de laquelle une vingtaine de microtubules rayonnent sous la surface cellulaire (Fig. 69, 70, 71, 73, 74, 75). Les coupes transversales du parasite montrent qu'entre ces microtubules et la membrane cytoplasmique existe une couche dense formée de deux membranes unitaires accolées (Fig. 76), et que l'anneau central est la trace d'un tronc de cône très court (Fig. 76 - 78).

Ainsi, les divers éléments de la zone apicale du mérozoïte sont déjà reconnaissables, et nous les envisagerons successivement.

1 - Le Conoïde

Le futur conoïde est figuré par l'anneau dense central des formations initiales. Les coupes tangentielles sériées et les coupes transversales du schizonte montrent que sa hauteur est de 60 à 100 nm ; à l'apex, son diamètre est d'environ 200 nm, tandis qu'à la base il varie de 230 à 300 nm selon la hauteur (Fig. 71, 73, 74, 75, 76, 78). Sur une image, sa paroi se montre formée de deux sections arrondies de 30 nm superposées (Fig. 78 b). L'organite est doublé extérieurement par une fine couche dense d'épaisseur 3 à 4 nm (Fig. 73 c).

Il est possible que le conoïde procède d'une simple densification annulaire de diamètre 200 nm et d'épaisseur 40 nm, centrée autour d'un granule arrondi de 60 nm, faiblement osmiophile (Fig. 70 a).

A l'intérieur du futur conoïde sont souvent observées deux sections circulaires accolées de diamètre 20 nm (Fig. 73, 84). Les coupes sériées montrent qu'il s'agit de 2 microtubules de même hauteur que le tronc de cône (Fig. 73, 74). En outre, il existe fréquemment dans l'organite une ou deux vésicules de 60 nm limitées par une membrane unitaire et dont le centre peut être occupé par un granule osmiophile de 30 nm (Fig. 71 a, 75 b, 76).

Sur les coupes les plus tangentielles apparaissent, au-dessus du conoïde, deux anneaux denses concentriques de 0,1 et 0,2 μ

(Fig. 71 c, 73 a) qui pourraient représenter les futurs "anneaux apicaux", dont la trace est parfois visible en coupe transversale (Fig. 76 b). Ces formations apicales sont recouvertes directement par la membrane cytoplasmique (Fig. 76, 78).

Le futur conoïde est voisin et parfois très proche d'une paire de centrioles en relation avec un centrocône (Fig. 69, 70, 74, 75, 76, 78) ou le pôle d'un fuseau (Fig. 71).

Les coupes tangentielles sériées à ce stade révèlent l'existence d'une bandelette dense, incurvée, de 25 à 30 nm, qui s'allonge sur 0,4 μ environ entre les centrioles et le conoïde (Fig. 74 - 75). Cette formation semble être de nature fibrillaire. Elle débute dans l'espace intercentriolaire, au niveau de la base du diplosome, c'est-à-dire à proximité de l'apex du centrocône (Fig. 74), et se dirige vers le conoïde à l'intérieur duquel elle pénètre par dessous pour aller se terminer au niveau des tubules centraux (Fig. 74 - 75).

Cette bandelette est, à un stade antérieur, plus courte, moins structurée, et se termine au niveau de la condensation annulaire préfigurant le conoïde (Fig. 70).

Sur certaines coupes transversales du schizonte, cette formation peut être aussi observée, sa structure fibrillaire et sa remontée dans le conoïde étant également visibles (Fig. 78 a).

2 - Le complexe membranaire interne

Deux membranes unitaires accolées s'étendent sous le plasmalemme dont elles sont séparées par une distance moyenne de 15 nm (Fig. 76, 77). Elles ne sont jamais observées au-dessus du futur conoïde et ne débutent qu'au niveau de l'anneau d'insertion des microtubules sous pelliculaires contre lequel elles s'appliquent (Fig. 76 a). Ce complexe s'étend latéralement sur 0,5 μ environ (Fig. 76, 78). A l'extrémité distale, et parfois dans la lame elle-même (Fig. 76, encart), les deux membranes qui le constituent s'écartent puis se rejoignent pour former une petite vésicule (Fig. 76). Il s'agit donc de saccules très aplatis dont les parois sont accolées, sauf à la périphérie.

La lame ergastoplasmique parallèle à la surface du schizonte peut venir se terminer à proximité du conoïde du futur mérozoïte (Fig. 76). Nous n'avons jamais observé de continuité entre cette lame et le complexe membranaire interne.

3 - Les microtubules sous pelliculaires

Ces tubules naissent au niveau d'un anneau de diamètre $0,35 \mu$, de structure discontinue et périodique, entourant l'apex du conoïde (Fig. 69, 73). Cet anneau est formé par onze paires de courts bâtonnets denses accolés d'environ $10 \times 20 \text{ nm}$, réparties à intervalles réguliers sur une circonférence selon une période voisine de $0,1 \mu$. Entre deux de ces paires, on observe trois bâtonnets moins denses, également espacés, le central étant un peu plus épais et moins osmiophile que les périphériques (Fig. 69, 73).

Les microtubules s'insèrent à la partie supérieure de cet anneau, et la structure de la zone de fixation est difficile à discerner. L'examen de coupes tangentielles sériées montre que les microtubules débutent deux à deux entre les paires de bâtonnets denses (Fig. 69 - 73). En coupe transversale, au niveau de l'anneau d'insertion apparaît parfois un triangle dense dont la base est accolée à l'extrémité du complexe membranaire interne (Fig. 76 a).

Les microtubules, de diamètre voisin de 20 nm , sont au nombre de 22 (Fig. 73) et rayonnent autour du conoïde, parfois radialement (Fig. 69), mais souvent très obliquement, comme les aubes d'une turbine (Fig. 70, 73, 74, 75). Dans ce dernier cas, ils sont arqués, et bien que le sens de leur courbure ne puisse être déterminé, (car il n'est guère possible de savoir si les coupes tangentielles entament ou terminent un schizonte), il paraît conforme à celui de la bandelette dense qui relie centrioles et conoïde (Fig. 70, 74, 75). Par ailleurs, les rayons de courbure des deux types de formation sont comparables.

La trace des microtubules sous pelliculaires peut être observée dans les coupes transversales de schizontes passant par le futur conoïde (Fig. 76, 78). Ils sont appliqués contre le complexe membranaire interne et ont une extension latérale identique à ce dernier, c'est-à-dire environ $0,5 \mu$ à ce stade.

4 - Observation de structures périodiques intracytoplasmiques

Nous avons parfois observé dans des schizontes des formations périodiques rappelant l'anneau initial d'insertion des microtubules sous pelliculaires (Fig. 79, 81, 82).

Elles sont constituées de bâtonnets parallèles, de densité et de période identiques à celles de ceux qui constituent l'anneau décrit ci-dessus. Seule la longueur des bâtonnets diffère et varie de

50 à 250 nm.

Dans un cas cette formation était associée à une paire de centrioles : elle s'étend parallèlement à la surface cellulaire sur une longueur de $1,5 \mu$ environ, et l'extrémité proximale s'incurve en quart de cercle vers le diplosome. La zone cytoplasmique située entre les centrioles et la structure périodique est opacifiée (Fig. 79 a, b), et, dans la partie la plus superficielle, est visible un arc osmiophile dont la concavité est tournée vers le diplosome (Fig. 79 c). Par ailleurs, dans le même schizonte, deux centrioles plus écartés l'un de l'autre que dans la paire précédente sont associés à une densification centrée sur un granule arrondi pouvant rappeler un stade très précoce d'individualisation du conoïde (Fig. 80, comparer avec 70 a).

De telles structures périodiques plus internes ont été observées dans deux autres cas, où la relation avec les centrioles n'a pu être établie. L'une d'elles (Fig. 81) s'étend sur une grande longueur (3μ), en deux parties de part et d'autre d'un noyau. Elle se recourbe d'un côté en un demi cercle de diamètre $0,7 \mu$ autour d'une zone cytoplasmique finement granuleuse dépourvue de ribosomes. La longueur des bâtonnets dans les deux parties de la formation est variable, de même semble-t-il que leur inclinaison par rapport au plan de coupe.

Dans un autre schizonte apparaît une autre structure périodique similaire, d'extension plus réduite, et où le bâtonnet central de la période (le moins dense dans les autres cas observés) n'est pas visible (Fig. 82).

5 - Autres organites associés à l'apparition des formations initiales du mérozoïte

a. Contre l'enveloppe nucléaire, au niveau du centrocône et de la zone proximale du noyau, sont disposées de petites vésicules de 50 nm, au centre clair, limitées par une membrane unitaire (Fig. 72, 74, 75, 76, 77, 78). Sur certaines coupes, un dictyosome formé par un petit nombre de saccules empilés est appliqué contre cette nappe de vésicules (Fig. 72, 76, 78).

b. Il est également possible d'observer auprès du centrocône, (duquel elle peut être séparée par les petites vésicules), une formation arrondie, de diamètre $0,35 \mu$, à contenu granuleux dense, limitée par une membrane unitaire (Fig. 74, 75).

c. Une vacuole plurimembranaire jouxte parfois le noyau (Fig. 72, 74).

C - "Perlage" des mérozoïtes

Au cours d'une seconde phase, les futurs mérozoïtes émergent progressivement de la surface du schizonte ; deux périodes principales semblent se succéder.

Dans un premier temps s'individualise la région antérieure du germe : lorsque les formations sous pelliculaires ont atteint une extension latérale totale de $1\ \mu$ environ, elles commencent à soulever la membrane du schizonte en un dôme centré sur le conoïde (Fig. 84 - 85). Puis cette protubérance s'accroît, devient un cylindre à l'extrémité légèrement convexe, de diamètre $0,5$ à $0,7\ \mu$, élargi à la base (Fig. 83, 88, 90, 91), et qui s'allonge progressivement jusqu'à $2\ \mu$ environ (Fig. 90, 91).

Dans une seconde étape, le diplosome, qui était resté jusque là à la base de l'évagination cytoplasmique (Fig. 90, 91), commence à y pénétrer tandis que celle-ci continue de s'allonger. Il "entraîne" à sa suite, par l'intermédiaire du centrocone, le noyau qui est ainsi progressivement intégré dans le jeune mérozoïte (Fig. 96, 97, 98, 115, 116).

Nous envisagerons successivement la structure des divers organites du futur germe au cours de ce "perlage".

1 - Le conoïde

Cet organite est toujours situé à l'apex de l'évagination cytoplasmique, surmonté sur certaines coupes transversales (Fig. 90, 91) par les anneaux apicaux et recouvert par la membrane cytoplasmique (Fig. 84, 85, 90, 91, 97, 98). Au début du perlage, sa hauteur est d'environ 60 à $80\ \text{nm}$ (Fig. 84, 85). Elle augmente ensuite progressivement (Fig. 90, 91) jusqu'à $200\ \text{nm}$ environ quand le noyau commence à pénétrer dans le futur mérozoïte (Fig. 97, 98). Le conoïde atteint peu après sa taille définitive (Fig. 115, 117, 118, 119, 120, 121). Les coupes tangentielles à sa paroi montrent qu'il est formé de fibres de $30\ \text{nm}$ disposées très obliquement, et dont la section peut être observée sur certaines coupes transversales (Fig. 115, 119).

A l'intérieur de l'organite, on peut retrouver les 2 microtubules de $20\ \text{nm}$ accolés qui s'étendent sur toute sa hauteur (Fig. 102) et dont la trace est présente sur certaines coupes longitudinales (Fig. 91 a, 97).

Une formation fibreuse peut également être présente, qui débute au niveau de l'apex de cette paire de microtubules et longe la face interne du conoïde en s'enfonçant vers le cytoplasme (Fig. 102).

A l'apex de l'organite on observe parfois une petite vésicule de 60 nm (Fig. 102 b, 117, 118) pouvant renfermer un grain dense de 30 nm (102 b).

2 - Le complexe membranaire interne

Au début de l'évagination du mérozoïte, il diffère peu, en extension et en disposition, de la phase précédente (Fig. 84, 85). Il peut, à une extrémité, s'invaginer vers le cytoplasme en une ampoule de diamètre 220 nm au col court, large de 70 nm (Fig. 85).

Par la suite, le complexe membranaire interne se développe et nous étudierons sa structure successivement dans l'apex, la région moyenne et l'insertion sur le schizonte.

a. Dans la partie antérieure du mérozoïte en cours d'individualisation, sur une hauteur de 1 μ environ, le complexe membranaire interne est formé de deux membranes unitaires accolées, longeant le plasmalemme (Fig. 100, 102, 103 a). Sur les coupes longitudinales, il se recourbe à l'extrémité supérieure et s'interrompt aussitôt, au niveau des anneaux apicaux (Fig. 90 c, 91, 97, 98 d, 119).

b. Dans la quasi totalité du futur mérozoïte en cours d'allongement (excepté dans la région antérieure que nous venons de décrire), le complexe membranaire interne présente une disposition beaucoup plus irrégulière. Les coupes transversales montrent qu'il est formé de lames bimembranaires de longueur variable, ondulant dans le cytoplasme, et dont une extrémité s'applique contre le plasmalemme en venant se glisser sous une (ou parfois plusieurs) paire de microtubules sous pelliculaires (Fig. 99, 101, 103, 104, 105, 107, 108). Il arrive que la lame se pourvuive dans le cytoplasme des deux côtés (Fig. 103 f, 104 a, b, c), ou qu'elle soit limitée de part et d'autre et appliquée entièrement contre le plasmalemme (Fig. 103 b, c, d, f), ou encore qu'elle forme un micropore (Fig. 99, 103 d, f).

Les coupes sériées (Fig. 103, 104, 107) montrent que le long de la paroi, les relations entre les lames, leurs soudures et leur sens de recouvrement respectifs sont variables, et ces variations peuvent être suivies au long des coupes.

Les sections longitudinales offrent cependant l'image classique du complexe pentalaminé longeant le plasmalemme (Fig. 90, 91, 97, 98, 115, 116, 119), mais de longues lames bimembranaires intracytoplasmiques s'étendant contre la face interne des microtubules (Fig. 90, 94, 98) sont aussi visibles.

Au voisinage du dictyosome, quand celui-ci a pénétré dans le futur germe, les expansions du complexe membranaire interne tendent à converger vers les saccules de cet organite (Fig. 104), et, dans certains cas, peuvent venir s'y accoler (Fig. 105, 107).

c. Au niveau de l'insertion du futur germe sur le schizonte, le complexe membranaire interne se termine à la base de l'évagination cytoplasmique (Fig. 88, 90, 91, 98, 108).

Quand le noyau n'a pas encore commencé de pénétrer, les lames bimembranaires peuvent, à ce niveau, s'écarter du plasmalemme et certaines convergent vers le dictyosome voisin du centrocône (Fig. 91). Leur extrémité est parfois renflée en saccule (Fig. 94, 95) qui peut être suivi de vésicules (Fig. 94).

L'insertion des jeunes mérozoïtes sur le schizonte est souvent oblique (Fig. 90, 94), et, lorsque la pénétration du noyau a débuté, les coupes transversales de cette région montrent la disparition progressive du complexe membranaire interne (et des microtubules sous pelliculaires) à mesure que l'on s'enfonce vers la base du germe (Fig. 108). Une certaine symétrie entre les feuilletts du complexe interne apparaît alors parfois : ceux-ci convergent vers la région médiane, et la paire de microtubules centrale recouvre une lame limitée des deux côtés par les expansions de ses voisines (Fig. 95, 108 c, d).

d. Les micropores. Cette différenciation du complexe membranaire interne peut être observée quand la partie antérieure du mérozoïte émerge (Fig. 90 a). Sa structure est identique à celle observée chez le germe mûr (Fig. 91 a, 99, 103, 115), et elle est représentée, en coupe tangentielle, par deux anneaux denses concentriques de diamètres respectifs 120 et 70 nm (Fig. 90, 115). Les micropores des futurs mérozoïtes ont toujours été observés dans la région située entre le centrocône et l'apex, et parfois au nombre de deux par germe en cours d'allongement (Fig. 103 d, f).

3 - Les microtubules sous pelliculaires

Lorsque le jeune mérozoïte commence à s'évaginer, les 22 microtubules sous pelliculaires restent parallèles à la surface cytoplasmique, de laquelle ils sont séparés par le complexe membranaire interne (Fig. 84, 88, 90, 91). Ils sont insérés à l'apex au niveau de l'extrémité de ce complexe (Fig. 90, 91, 97, 98, 115), et se terminent postérieurement au même endroit que celui-ci (Fig. 88, 90, 91, 98, 108).

Ces microtubules ont, au début du "perlage" une disposition spirale très accentuée (Fig. 88), qui s'atténue ensuite (Fig. 89, 90, 91), puis devient longitudinale quand le noyau commence à pénétrer dans le mérozoïte (Fig. 98).

A l'extrémité apicale, nous n'avons pas retrouvé la structure périodique du stade précédent au niveau de l'insertion des microtubules. Par contre, entre chacun de ceux-ci, sur les sections obliques, est présente une petite densification en forme de X, d'environ 15 nm (Fig. 100, 102 e), et dont la longueur est inférieure à l'épaisseur d'une coupe ultrafine, (voisine de 60 nm) (Fig. 102 e).

Rien qu'à l'apex les microtubules soient espacés régulièrement les uns des autres et distants (de centre à centre) d'environ 50 nm (Fig. 100, 102), ils sont plus bas groupés par paires (Fig. 100, 102 i). Ce mode de groupement est encore plus net quand à chaque paire ou presque correspond une lame du complexe membranaire interne (Fig. 91, 95, 99, 101, 103, 104, 106, 107, 108).

A fort grossissement, dans la région subapicale, les microtubules peuvent présenter de petites expansions latérales (Fig. 100, 102, g, h, i).

A l'extrémité postérieure, quand le mérozoïte se développe obliquement à partir du schizonte, la disparition des microtubules (suivie sur les coupes transversales) est progressive (Fig. 108). Cependant, dans certains cas, les 11 paires sont rassemblées d'un seul côté de la base de l'évagination (Fig. 106, 109).

4 - Les futures rhoptries

Dès le début de l'évagination des mérozoïtes, est présente, en dessous du conoïde, une vésicule limitée par une membrane unitaire et renfermant un contenu granuleux dense (Fig. 84, 85), identique à celles observées aux stades plus précoces (Fig. 74, 75).

Avant que le noyau ne commence à y pénétrer, une grande part du volume du cylindre évaginé est occupée par deux (Fig. 91) ou trois (Fig. 90) vésicules de même structure, au contenu plus ou moins dense, et dont le diamètre varie de 0,3 à 0,5 μ . Quand deux seulement de ces formations sont observées dans le futur germe, une troisième est présente plus bas, à proximité du dictyosome accolé au noyau (Fig. 91).

Lorsque la pénétration nucléaire a débuté, ces vésicules persistent dans la partie antérieure du mérozoïte et leur contenu se condense en une masse osmiophile entourée par une zone plus claire (Fig. 97, 98, 103). Il apparaît à un pôle de certaines de ces formations un pédoncule d'épaisseur 60 nm, limité également par une membrane unitaire, et qui s'allonge en direction du conoïde (Fig. 98 b).

Quand la pénétration nucléaire est plus avancée, la taille des vésicules décroît, leur contenu se condense encore (Fig. 115, 121)

Les rhoptries ont alors acquis leur forme définitive : une ampoule de 0,3 μ au contenu opaque, surmontée d'un pédoncule se dirigeant vers le conoïde et se terminant à proximité de la membrane cytoplasmique (Fig. 119, 120) ou de la petite vésicule apicale quand elle est présente (Fig. 117- 118). Il est possible d'observer des formes très diverses de pédiculisation : c'est ainsi qu'un futur mérozoïte renferme deux rhoptries disposées tête-bêche (fig. 117) ; dans d'autres, le pédoncule émerge latéralement (Fig. 118) ou même postérieurement (Fig. 120) et rejoint ensuite l'apex.

Il apparaît d'autre part fréquemment, à proximité du conoïde dans lequel elles peuvent pénétrer, de petites vésicules de diamètre 0,08 à 0,2 μ , au contenu identique à celui des futures rhoptries, mais qui n'ont jamais présenté de pédoncule (Fig. 90, 91, 98, 121).

Il peut exister également entre les futures rhoptries, de petites vacuoles à contenu clair, de 0,1 μ environ (Fig. 90 c, 98).

5 - Centrioles, centrocône, Noyau

a, Les centrioles

Pendant l'individualisation de la partie antérieure du mérozoïte, les centrioles restent appliqués contre l'extrémité postérieure du complexe membranaire interne (Fig. 84, 90, 91).

Il peut apparaître auprès d'eux de petites vésicules de 60 nm renfermant un granule dense de 30 nm (Fig. 90, 91).

Par la suite, le diplosome pénètre dans l'évagination, en restant proche de la surface du germe (Fig. 96), mais

nous l'avons alors très rarement observé.

b, Centrocône, noyau

Pendant la première phase de l'évagination des mérozoïtes, les noyaux restent disposés à la périphérie du schizonte. Ils sont arrondis et leurs pôles pointent vers les diplosomes (Fig. 83, 90). Ces pôles sont matérialisés par des centrocônes dont la structure diffère légèrement de ceux que nous avons décrits précédemment : en effet, s'ils sont toujours limités latéralement par l'enveloppe nucléaire, ouverts à l'apex, et renferment encore des microtubules (Fig. 90, 97, 98, 99, 107, 122, 124), leur base apparaît formée par deux ou trois lames denses d'épaisseur voisine de celle d'une membrane unitaire, séparées par des espaces clairs d'environ 10 nm (Fig. 90, 97, 98, 122, 124).

Quand la longueur de l'évagination dépasse $1,5 \mu$, les centrocônes commencent à y pénétrer, à la suite des centrioles, et entraînent avec eux le noyau. Les coupes montrent alors que ce dernier est considérablement étranglé à la partie supérieure (Fig. 97, 98, 99, 104, 107, 108) et son diamètre peut être réduit en certains endroits à $0,1 \mu$ (Fig. 108).

Puis, à mesure que le germe s'allonge, la masse nucléaire s'introduit massivement et occupe alors presque toute la largeur du cylindre dont le diamètre atteint 1μ (Fig. 115, 116). Une coupe à un stade avancé montre un noyau engagé dans deux mérozoïtes voisins : la dernière mitose n'est donc là pas encore terminée (Fig. 123).

Quand la pénétration nucléaire s'achève, le centrocône est situé sur l'extrémité antérieure du noyau (Fig. 122, 124), qui est généralement aplatie (Fig. 115, 116).

6 - L'appareil de Golgi

Un dictyosome est toujours présent au voisinage du centrocône, séparé de l'enveloppe nucléaire par une nappe de petites vésicules de 50 nm (Fig. 91, 99, 104, 105, 107, 115, 116). Il pénètre dans le futur mérozoïte avec l'apex du noyau (Fig. 104, 105, 107), puis est retrouvé par la suite appliqué contre la face supérieure de ce dernier et peut s'étendre dans le cytoplasme sus jacent (Fig. 115, 116).

7 - Les vacuoles plurimembranaires

Une de ces formations est observée à proximité des noyaux pendant la différenciation de la partie antérieure du germe (Fig. 90, 91). Puis, lorsque la pénétration nucléaire a débuté, on peut compter jusqu'à trois vacuoles plurimembranaires dans un futur mérozoïte, et leur taille moyenne est de $0,4 \mu$. Dans ce cas (Fig. 98) l'une est située devant le centrosôme, l'autre à côté, la dernière contre le noyau.

De telles vacuoles sont retrouvées par la suite, généralement localisées au-dessus ou à côté du noyau (Fig. 99, 104, 106, 107, 108, 115, 116, 121) et leur taille est assez constante, de $0,3$ à $0,4 \mu$. Leur contenu est dense, finement granuleux, mais il peut y exister une plage de ponctuations arrangées régulièrement (Fig. 108 a).

8 - Cas particuliers de genèse

Alors que dans la grande majorité des images les mérozoïtes se développent en émergeant hors du schizonte, nous avons observé quelques cas où ils semblaient s'individualiser au moins partiellement sans "perler" aussitôt.

Ainsi, à un stade précoce, il ne se forme pas de dôme à partir des formations initiales, mais le complexe membranaire interne et les microtubules s'enfoncent verticalement dans le schizonte d'un côté du conoïde, et restent appliqués contre le plasmalemme de l'autre (Fig. 86, 87). Dans l'une de ces images un centriole est éloigné de la membrane cytoplasmique et situé près de l'extrémité distale du complexe interne (Fig. 86) ; une bandelette dense est présente, qui débute auprès du centriole et se termine dans le conoïde (Fig. 86).

A un stade ultérieur, certaines coupes montrent une fermeture du complexe membranaire dans le cytoplasme du schizonte, une partie seulement du futur mérozoïte étant en contact avec le plasmalemme (Fig. 111, 112). Dans certains cas, cette fermeture n'est que partielle (Fig. 110). Les microtubules sont appliqués régulièrement contre les lames bimembranaires (Fig. 110, 111), et les onze paires sont présentes (Fig. 112).

Cette situation particulière peut subsister plus tardivement, quand le noyau est intégré ainsi que des mitochondries (Fig. 113, 114). Le mérozoïte n'est alors accolé que sur un côté contre la membrane cytoplasmique, et le complexe membranaire interne est ailleurs partiellement doublé par de l'ergastoplasme.

D - Phase terminale de la différenciation

1 - Apparition des dernières inclusions, libération des germes dans la vacuole hôte

Lorsque se termine la pénétration nucléaire dans le futur mérozoïte, vers la fin de la dernière mitose, le germe atteint une longueur de 5μ pour un diamètre voisin de 1μ (Fig. 115, 116, 123).

Il continue ensuite de s'allonger, et de s'épaissir. Quand le noyau est entièrement inclus, le centrosôme persiste encore (Fig. 124 - 128). La partie postérieure du parasite s'individualise, renfermant essentiellement des mitochondries et des lames ergastoplasmiques (Fig. 124, 132). Puis le mérozoïte, qui atteint alors sa taille définitive de $11 \times 1,5$ à 2μ (Fig. 132), est libéré du reliquat cytoplasmique par étranglement, et le plasmalemma se referme postérieurement tandis que le complexe membranaire interne demeure interrompu à ce niveau (Fig. 124).

Pendant cette dernière phase commencent à apparaître deux types d'inclusions cytoplasmiques jusque là absentes, et qui occuperont un volume important dans le mérozoïte mûr : les micronèmes et le paraglycogène. Dans le même temps, le complexe membranaire interne va acquérir sa disposition définitive, et le dictyosome témoigner d'une activité importante.

a, Le complexe membranaire interne

Les coupes transversales de mérozoïtes chez lesquels le noyau est largement intégré montrent que les expansions intracytoplasmiques du complexe membranaire interne ont presque complètement disparu (Fig. 127). Cette formation est alors représentée par un ensemble de lames bimembranaires d'extension latérale moyenne $0,3\mu$, juxtaposées au plasmalemma et séparées les unes des autres par des intervalles de $0,05$ à $0,1\mu$. Contre chacune de ces lames est présente une paire de microtubules sous pelliculaires. Au cours du développement ultérieur, les feuilletts deviendront jointifs, les microtubules s'espaceront régulièrement les uns des autres, et l'ensemble adoptera ainsi sa disposition définitive (Fig. 124, 125, 126).

b, L'activité golgienne

Le dictyosome est, comme précédemment, formé de quelques saccules empilés entourés de vésicules, et est accolé à la face supérieure du noyau (Fig. 125). Il peut s'étendre vers l'avant et être également adossé à une lame d'ergastoplasme particulière (Fig. 126). Cette dernière est dépourvue de ribosomes dans la zone ondulée qui fait face au dictyosome.

Dans la zone cytoplasmique avoisinante apparaissent deux types principaux de vésicules qui semblent issues du Golgi:

- de grandes vacuoles au contenu hétérogène faiblement dense, limitées par une membrane unitaire et de taille 0,2 à 0,5 μ (Fig. 125, 126).

- De petites vésicules de diamètre 0,12 μ , également limitées par une membrane unitaire, au contenu homogène et plus osmiophile que les précédentes (Fig. 125, 126). Ces formations peuvent être alignées au-dessus du dictyosome (Fig. 125 b).

c, Les micronèmes

Ces inclusions commencent à apparaître dans la région située entre l'apex et le noyau du futur mérozoïte, en même temps que les vésicules que nous venons de décrire. Elles ont la forme de navettes denses de 200 x 60 nm, de section circulaire, et sont limitées par une membrane unitaire (Fig. 124, 125, 126).

Leur nombre croît rapidement, et elles se rassemblent surtout dans le tiers supérieur du germe, où elles se localiseront définitivement (Fig. 128).

d, Le Paraglycogène

qui n'a pas été observé
Ce polysaccharide, au cours de la croissance du schizonte, commence à apparaître dans le parasite au début de la différenciation des mérozoïtes (Fig. 130). Il est constitué de petits grains allongés de 50 x 200 nm épars dans le cytoplasme, et mis en évidence par la réaction TCH - Protéinate d'Argent (Fig. 130). Quand les noyaux pénètrent dans les évaginations, ces grains persistent dans les schizontes, mais sont rares dans les mérozoïtes (Fig. 131).

Par contre, en même temps que naissent les micronèmes, des grains de paraglycogène ovoïdes ou arrondis, de taille moyenne 0,2 μ , apparaissent dans le germe; leur nombre croît rapidement, surtout dans la région médiane (Fig. 125, 126, 128).

2 - Maturation des mérozoïtes

Le germe libéré du reliquat cytoplasmique est presque totalement structuré (Fig. 132). Toutefois, il suffit de le comparer aux formes mûres décrites plus haut (Fig. 1 à 11) pour constater que certaines inclusions n'ont pas encore atteint leur développement définitif. Le nombre de micronèmes va croître encore jusqu'à ce qu'ils occupent la quasi-totalité du tiers antérieur du germe (Fig. 1, 11). De même, la quantité de paraglycogène va encore augmenter, et les grains se rassembleront dans le tiers moyen du mérozoïte avant que celui-ci soit définitivement mûr (Fig. 11).

3e partie : DISCUSSION

3e partie : DISCUSSION

L'étude ultrastructurale de la schizogonie chez Eimeria necatrix montre que ce phénomène se déroule en deux étapes successives : en premier lieu une phase de croissance du parasite pendant laquelle le noyau initial se multiplie, puis une phase de différenciation qui consiste en l'élaboration des germes fils. Ce schéma général semble constant chez les Sporozoaires (PORCHET-HENNERE, 1972 a), et nous pouvons comparer nos résultats avec ceux obtenus par ailleurs sur ces deux aspects du processus schizogonique.

Nos observations sur la cytologie du mérozoïte d'Eimeria necatrix apportent un exemple supplémentaire de la remarquable unité de structure du germe infectieux chez les Sporozoaires (PORCHET-HENNERE et VIVIER, 1971).

Mais alors que la morphologie de ces germes est, dans l'ensemble, bien connue, l'origine des organites qu'ils renferment reste assez énigmatique. Par l'étude des modalités de différenciation des mérozoïtes, nous avons tenté de résoudre certaines de ces questions et nous les envisagerons dans ce chapitre.

I - LA SCHIZOGONIE : PHASE DE CROISSANCE ET DE MULTIPLICATION NUCLEAIRE

Trois phénomènes importants sont à considérer au cours de cette phase :

- La dédifférenciation du germe initial ;
- La croissance du schizonte ;
- Le processus mitotique.

Nous analyserons plus longuement ce troisième point, mais il est nécessaire de situer les phénomènes mitotiques dans leur contexte, c'est-à-dire pendant la croissance du schizonte issu d'un germe initial uninucléé.

A - La dédifférenciation du germe initial

Chez Eimeria necatrix, la pénétration du mérozoïte dans la cellule hôte est suivie par sa transformation en trophozoïte uninucléé arrondi. Les organites caractéristiques du germe (Conoïde, Rhoptries, micronèmes, microtubules sous pelliculaires, complexe membranaire interne) persistent momentanément, mais disparaissent avant le début des divisions nucléaires. Il semble en être de même chez de nombreuses Coccidies : Eimeria tenella (Mc LAREN 1969), E. nielschulzi (COLLEY 1968), E. intestinalis (SNIGIREVSKAYA 1969), E. pragensis (SENAUD et CERNA 1968), E. perforans, E. stiedae (SCHOLTYSECK 1965).

E. ninakohlyakimovae (KELLEY et HAMMOND 1972). C'est également le cas chez les Hémosporidies (revue par AIKAWA 1971), et chez la Coccidie Aggregata (PORCHET-HENNERE et RICHARD 1971 a), bien que dans ce genre le complexe membranaire interne persiste pendant une très longue phase végétative correspondant à un développement important du trophozoïte uninucléé.

Par contre, il existe des Coccidiomorphes chez lesquels on peut difficilement parler de schizonte puisque le germe originel garde sa structure propre pendant sa croissance et la genèse des individus fils : Toxoplasma (VAN DER ZYPEN et PIEKARSKI 1967 ; SENAUD 1967 ; SHEFFIELD et MELTON 1968 ; VIVIER et PETITPREZ 1969, 1972 ; VIVIER 1970 ; SHEFFIELD 1970, COLLEY et ZAMAN 1970), Besnoitia (SHEFFIELD 1966), Sarcocystis (SENAUD 1967), Frenkelia (KEPKA et SCHOLTYSECK 1970). Certaines Eimeria (E. callospermophili, ROBERTS et al 1970a; E. alabamensis, SAMPSON et HAMMOND 1972 ; E. magna, DANFORTH et HAMMOND 1972) peuvent présenter des phénomènes analogues et ne forment pas de véritable trophozoïte uninucléé.

Nous verrons plus loin qu'à ces deux types de croissance correspondent deux modes différents de formation des germes fils.

L'une de nos images (Fig. 13) montre, dans un jeune trophozoïte, une plage claire renfermant des granules polyédriques dont la morphologie rappelle celle du paraglycogène. Nous supposons qu'il peut s'agir de formes de digestion des réserves polysaccharidiques du mérozoïte, qui disparaissent au cours de la dédifférenciation. Chez Eimeria alabamensis (SAMPSON et HAMMOND 1972) et E. ninakohlyakimovae (KELLEY et HAMMOND 1972) les auteurs montrent l'abondance de grains de paraglycogène dans les sporozoïtes intracellulaires et leur disparition rapide au début de la croissance.

Cependant, le métabolisme de ce polysaccharide est mal connu chez les stades endogènes des Sporozoaires (SCHREVEL 1971 a), et des travaux complémentaires sont nécessaires pour préciser cette question.

B - Croissance du schizonte

1 - Modalités générales

Le mode de croissance du schizonte d'Eimeria necatrix, avec multiplication nucléaire simultanée est fréquent chez les Coccidies Eimeridae en cours de schizogonie (SCHOLTYSECK 1965 ; SHEFFIELD et HAMMOND 1967 ; COLLEY 1968 ; SENAUD et ČERNA 1968 ; McLAREN 1968 ; SNIGIREVSKAYA 1969 ;

ROBERTS et al 1970 a ; KELLEY et HAMMOND 1972 ; SAMPSON et HAMMOND 1972 ; DANFORTH et HAMMOND 1972) ou de microgamétogénèse (SCHOLTYSECK et al 1972). Il s'oppose à celui classiquement représenté par Aggregata (voir par exemple PORCHET-HENNERE et RICHARD 1971 a), dont le trophozoïte uninucléé subit une croissance considérable avant le début des divisions nucléaires.

Chez les Eimeridae, il n'existe donc pratiquement pas de stade "végétatif" lors de la schizogonie, et la croissance nucléaire du trophozoïte est réduite, contrairement à ce qui se passe chez Aggregata. Le noyau du mérozoïte initial s'arrondit, le nucléole croît, et les plaques de chromatine périphériques se résorbent. Ces phénomènes, en relation avec la transformation du germe infectieux libre en parasite intracellulaire trophique, sont rapportés par ROBERTS et al (1970 b), SAMPSON et HAMMOND (1972), KELLEY et HAMMOND (1972) à propos de sporozoïtes d'Eimeria en culture cellulaire, et nous les retrouvons chez Eimeria necatrix.

2 - Structures en relation possible avec la nutrition du parasite

La suite du développement du schizonte consiste en une augmentation importante du volume cytoplasmique, accompagnée de divisions nucléaires. Pendant cette phase de croissance s'opère une synthèse considérable de matériel cellulaire aux dépens de l'hôte. Le mode de nutrition du parasite ne peut être élucidé par la seule étude ultrastructurale, mais certaines structures différenciées ont été observées, qui semblent y participer.

a, Nous avons rencontré constamment des microplis formés par la cellule hôte dans la vacuole parasitaire. Des formations analogues sont décrites au cours de la schizogonie d'Eimeria callospermophili (ROBERTS et al 1970 a et b) et au cours de la macrogametogénèse d'E. auburnensis (HAMMOND et al 1967) et d'E. falciformis (SCHOLTYSECK et al 1971). Il semble s'agir de réactions de la cellule hôte que le parasite pourrait utiliser à son profit. PORCHET-HENNERE et RICHARD (1971 a) décrivent dans la vacuole hôte des schizontes d'Aggregata un feutrage de longs microtubules de 40 nm, entre lesquels existent de nombreuses rosettes de glycogène, et qu'ils supposent issus de la cellule hébergeant le schizonte.

b, Les micropores qui, chez le mérozoïte, n'affectent pas la membrane cytoplasmique, sont à l'origine, chez le schizonte, d'invaginations profondes du plasmalemme. Il en est de même chez beaucoup de Coccidies (SCHOLTYSECK et MEHLHORN 1970) et de nombreux auteurs, depuis la démonstration

par AIKAWA et al (1966) de l'ingestion du cytoplasme de l'hôte par les micropores des Plasmodium, considèrent cet organe comme un ultracytostome fonctionnel chez les stades trophiques. Chez les Eimeria, les images fournies par SENAUD et CERNA (1968), STROUT et SCHOLTYSECK (1970), SAMPSON et HAMMOND (1971), sont parmi les plus démonstratives à cet égard.

Nos observations sur les micropores des schizontes d'Eimeria necatrix montrent tantôt un contenu clair (Fig. 13), qui est la forme la plus communément décrite (SCHOLTYSECK et MEHLHORN 1969), tantôt un contenu granuleux sans limite précise (Fig. 21) qui évoque les images de SENAUD et CERNA ou STROUT et SCHOLTYSECK. Mais les cas les plus intéressants révèlent la présence dans l'invagination d'une vésicule au contenu granuleux limitée par une membrane unitaire, parfois accompagnée de microplis (Fig. 22, 23, 24). Et nos images sont alors comparables à celles obtenues chez les Plasmodium (AIKAWA et al 1966, SCORZA 1972) ou chez Eimeria alabamensis (SAMPSON et HAMMOND 1971). Il s'agirait alors d'une ingestion du cytoplasme de l'hôte par le micropore. Ceci supposerait toutefois que ce dernier soit accolé à la membrane vacuolaire, ce qui est constant chez les Hémosporidies, et est décrit chez Eimeria alabamensis, mais que nous n'avons pas pu vérifier chez Eimeria necatrix.

Nous envisagerons ainsi cette modalité comme une des voies possibles de la nutrition du schizonte aux dépens de la cellule hôte. Il faut toutefois reconnaître que ces structures ne sont pas fréquentes, et admettre que l'absorption directe, transmembranaire, de substances dissoutes dans la vacuole hôte doit jouer un rôle majeur dans la capture des éléments nécessaires au métabolisme important du parasite en cours de croissance.

L'ingestion directe de cytoplasme pourrait conduire à des vacuoles intracytoplasmiques à deux membranes unitaires entourées par un saccule ergastoplasmique (Fig. 25), mais si tel est le cas, nous ne savons pas ce qu'elles deviennent ensuite.

3 - Les vacuoles plurimembranaires

Toutefois la constitution tétramembranaire de la paroi des vésicules que nous venons d'évoquer n'est pas sans rappeler celle des vacuoles plurimembranaires.

Ces formations ne sont pas toujours signalées, bien qu'elles semblent exister chez tous les Sporozoaires (voir VIVIER et PETITPREZ 1972). Leur origine et leur signification sont inconnues ; elles sont parfois, pour

des motifs divers, rapprochés des mitochondries (PORCHET-HENNERE 1969, SCHREVEL 1971 b, VIVIER et PETITPREZ 1972). Chez Eimeria necatrix, elles sont limitées par trois ou quatre membranes unitaires et dispersées çà et là dans le cytoplasme. Elles pourraient peut-être dériver des vésicules formées au niveau des micropores et entourées par un saccule d'ergastoplasme, hypothèse voisine de l'une de celles formulées par VIVIER et PETITPREZ (1972) à propos de l'origine de ces organites. Cependant, la persistance des vacuoles plurimembranaires au cours de la schizogonie et leur intégration dans les germes fils suggère qu'il ne doit pas s'agir là de simples phagosomes et qu'il est nécessaire de les étudier avec plus de précision pour pouvoir les définir.

C - Déroulement de la mitose

Le déroulement très particulier de la mitose chez les Coccidies avait déjà été remarquablement mis en évidence par les anciens auteurs (LEGER et DUBOSQ 1908 ; DOBBEL 1925 ; NAVILLE 1925, 1927 ; BELAR 1926 ; NABIH 1938). Les observations ultrastructurales sur la mitose schizogonique d'Eimeria necatrix confirment cette originalité et permettent de mieux la définir, ainsi que de la comparer aux autres types mitotiques connus.

Plusieurs éléments structuraux nous sont apparus impliqués dans le phénomène : cinétochores et chromosomes, centrocônes, centrioles, microtubules enveloppe nucléaire. Nous en discuterons les caractéristiques avant d'envisager leurs rôles respectifs dans le déroulement de la mitose chez Eimeria necatrix.

1 - Les cinétochores et les chromosomes

a, Les cinétochores, rencontrés fréquemment près des centrocônes, rappellent, par leur structure trilaminée, ceux qui ont été observés par de nombreux auteurs dans diverses cellules animales et décrits avec précision par JOKELAINEN (1967) puis BRINKLEY et STUBBLEFIELD (1970). Leur petite taille (80 x 30 nm) contraste toutefois avec celle habituellement rapportée (250 x 80 nm par JOKELAINEN). Toutefois leur épaisseur et leur structure sont identiques à celles de la "outer layer" de JOKELAINEN, que BRINKLEY et STUBBLEFIELD considèrent comme le cinétochore lui-même, et qui est formé de deux couches denses séparées par un espace clair.

Par ailleurs, alors que le cinétochore est classiquement localisé au contact du chromosome, cette relation est moins étroite dans le cas présent. Elle rappelle le mode d'insertion observé chez les Flagellés Hypermastigines (HOLLANDE et VALENTIN 1968), où un cinétochore reçoit les fines fibrilles d'une chromatide peu condensée. Il semble en être de même chez Eimeria necatrix, et ceci concorde d'ailleurs avec les observations en microscopie photonique sur les mitoses coccidiennes, où les chromosomes restent longtemps très grêles, et ne deviennent compacts que vers la fin de la division (GRASSE 1953).

De tels cinétochores n'avaient jamais été décrits chez les Coccidies. Ils sont d'ailleurs peu connus chez les Sporozoaires : seule DESPORTES (1970) les met en évidence chez la Grégarine Stylocephalus, au cours d'une division nucléaire de type orthomitotique. Des structures comparables à celles que nous avons observées existent chez les Hémosporidies (AIKAWA, 1971 ; BRADBURY et TRAGER 1968 ; HOWELLS et DAVIES 1971), que les auteurs assimilent aux chromosomes eux-mêmes. Certaines images de MEHLHORN et al (1972) suggèrent l'existence de cinétochores chez Eimeria maxima et E. falcoformis, mais ces auteurs n'en font pas mention. Chez E. ninakohlyaki-movae, KELLEY et HAMMOND (1972) observent à l'extrémité de certains microtubules non continus de petites masses légèrement denses qui, selon nous, représentent sans doute également de telles formations.

b, Nous n'avons pu définir de façon précise les relations existant entre cinétochores et microtubules. Il est généralement admis que les fibres chromosomiales sont insérées dans les cinétochores qu'elles peuvent parfois traverser pour se prolonger dans le chromosome sous jacent (COMINGS et OKADA 1971 ; JOKELAINEN 1967 ; BRINKLEY et STUBBLEFIELD 1970). Chez Eimeria necatrix, de rares images évoquent un contact entre microtubules et cinétochores (Fig. 44). Mais, comme AIST et WILLIAMS (1972) le notent à propos du Basidiomycète Fusarium, chez lequel les cinétochores sont d'une taille comparable à ceux que nous décrivons, s'il n'existe qu'un seul microtubule chromosomal ou un nombre très réduit de ceux-ci, ils peuvent facilement échapper aux investigations ; ceci semble être le cas chez Eimeria necatrix, et des travaux complémentaires sont nécessaires pour préciser cette question.

c, La plupart des cinétochores observés l'ont été dans des noyaux en mitose avancée, et ils sont alors disposés près de la base des centrocônes. A ce stade, ils ne semblent pas entrer en contact avec les microtubules (qui s'interrompent au niveau de l'enveloppe) mais seraient plutôt reliés à la membrane nucléaire interne par un fin matériel fibrillaire.

Des exemples de relations entre chromosomes et enveloppe nucléaire ont été fréquemment décrits : chez les Flagellés Hypermastigines (HOLLANDE et VALENTIN 1968 ; HOLLANDE et CARRUETTE-VALENTIN 1970, 1972), chez les Dinoflagellés (KUEAI et RIS 1969 ; SOYER 1969), chez les Bactéries (RYTER 1968) et chez les cellules Hela (COMINGS et OKADA 1970). Ils diffèrent toutefois de ce que nous avons observé, soit par l'intercalation directe du cinétochore dans l'enveloppe nucléaire (Hypermastigines), soit par absence de cinétochores différenciés (Dinoflagellés, Bactéries, Cellules Hela en interphase). D'autre part, la disjonction qui semble exister en cours de mitose entre cinétochores et enveloppe nucléaire chez Eimeria (Fig. 44) montre que le comportement de ces structures n'est pas comparable aux cas cités ci-dessus.

Au début de la mitose, certaines images suggèrent la présence de cinétochores auprès du manchon entourant le fuseau initial. Ceci correspond aux descriptions de BAJER et MOLE BAJER (1969) et BRINKLEY et STUBBLEFIELD (1970) qui situent, dans la mitose classique, l'individualisation des cinétochores dès la prophase. Par ailleurs, la disparition progressive de ces structures en fin de division, qui passe, chez E. necatrix, par la formation d'une couche trilaminée diffuse à la base du centrocône (Fig. 58, 59), est également reportée lors de la télophase de l'orthomitose (BRINKLEY et STUBBLEFIELD 1970).

2 - Les centrocônes (Figure C)

Les anciennes descriptions de la mitose chez les Coccidies, et en particulier chez Aggregata (auteurs cités plus haut), signalent la présence de "centrocônes" aux pôles du noyau. La microscopie électronique n'a, jusqu'à présent, guère apporté de précisions sur ces structures. Par contre, un organite comparable a souvent été décrit à l'apex du noyau des mérozoïtes en formation chez les Eimeria et organismes apparentés (voir DUBREMETZ 1971 b et la revue de PORCHET-HENNERE 1972 a), et parfois au cours des mitoses (HAMMOND et al 1969 ; DUBREMETZ 1971 b ; MEHLHORN et al 1972). Nos observations sur E. necatrix montrent que cet organite se forme et évolue au cours de la mitose et permettent de mieux le définir.

Le centrocône apparaît ainsi comme une invagination de l'enveloppe nucléaire en forme de cône, à la base large et convexe, ouverte au sommet vers un diplosome. Il renferme des microtubules convergeant vers l'apex où ils sont noyés dans un matériel finement granuleux qui se prolonge jusqu'au contact des centrioles. Les microtubules traversent tout d'abord la

base du centrosôme et s'allongent dans le nucléoplasme ; par la suite, ils s'arrêtent au niveau de l'ouverture qu'ils déterminent dans l'enveloppe nucléaire.

Ce centrosôme évolue au cours de la mitose pour devenir un cône extranucléaire. Cette modification ne peut s'opérer que par un glissement relatif des deux membranes du nucléole (Schéma, Fig. C), et elle suggère l'intervention d'une traction exercée sur le centrosôme ; elle coïncide d'ailleurs généralement avec la phase d'étirement du noyau ; une telle traction est par ailleurs évoquée lors de la pénétration des noyaux dans les mérozoïtes.

Les centrosômes semblent dériver du manchon entourant le "faisceau" initial, qui disparaît sauf à ses extrémités, et dont les restes préfigurent les formations polaires qui se complètent ensuite. Quand les centrosômes apparaissent, les chromosomes sont groupés en deux lots, et les cinétochores sont voisins des pôles.

Leur destinée en fin de mitose reste obscure. Le fait d'avoir observé leur persistance dans des noyaux-fils en cours de séparation (Fig. 65) à un stade où la mitose suivante peut avoir déjà débuté (Fig. 66), suggère leur intervention possible dans la genèse du fuseau initial. Cependant, d'autres images (Fig. 29, 30) témoignent en faveur d'une disparition complète de cet organite en fin de mitose, et aucune conclusion définitive ne peut être avancée.

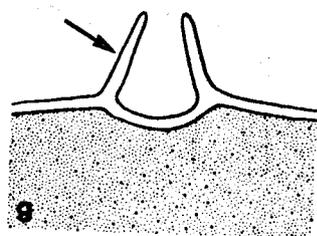
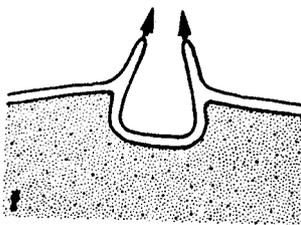
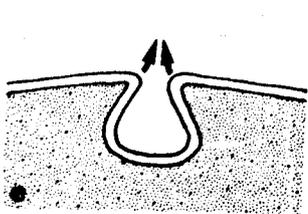
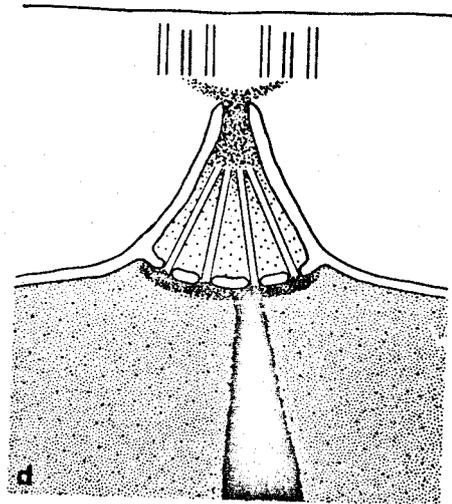
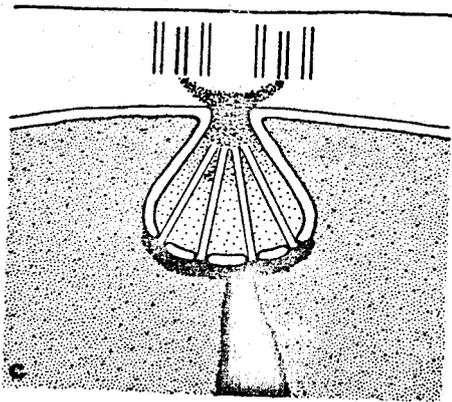
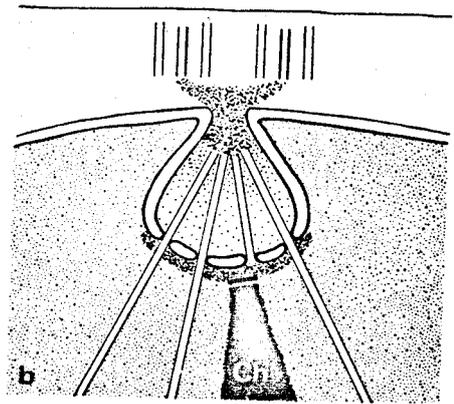
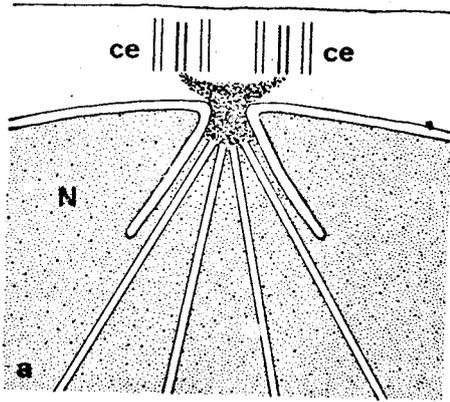
Le centrosôme, dont la principale caractéristique morphologique est le passage des microtubules fusoriaux à travers l'enveloppe nucléaire, et leur relation indirecte avec les centrioles (par l'intermédiaire d'un matériel dense) n'a guère d'équivalent hors des Coccidies.

En effet, aucune autre mitose connue ne montre une telle traversée de l'enveloppe nucléaire par les microtubules. Quand le fuseau est intranucléaire, il s'insère soit sur l'enveloppe, au niveau d'une structure plus ou moins différenciée : Levures (ROBINOW et MARAK 1966 ; Mc CULLY et ROBINOW 1971 ; MOENS et RAPPORT 1971), Ascomycètes (ZICKLER, 1970, 1971), Zooflagellés (VICKERMAN & PRESTON 1970), Radiolaires (HOLLANDE et al 1969), Foraminifères (CESANA 1971, SCHWAB 1972), Ciliés (JENKINS 1967), Microsporidies (VIVIER 1965, WEIDNER 1970, VINCKIER et al 1971, YOUSSEF 1971), Grégarines (HILDEBRAND 1972), soit sur une formation intranucléaire : Haplosporidies (PERKINS 1968), Ciliés (TUCKER 1967, INABA et KUDO 1972). Dans d'autres cas, l'enveloppe nucléaire persiste également en cours de mitose, mais une fenêtre ("Polar fenestrae", JOHNSON et PORTER 1968) s'ouvre en face des extrémités du fuseau et les microtubules aboutissent à proximité du

Figure C

- Représentation schématique de la formation et de l'évolution du centrocône au cours de la mitose (Ch : chromosome ; ce : centriole ; N : noyau).

- a, Pôle du fuseau en début de mitose ;
 - b, Formation du centrocône après l'arrivée au pôle des cinétochores des chromosomes, par fermeture de l'enveloppe nucléaire ;
 - c, Centrocône intranucléaire, après disparition des hémifuseaux ;
 - d, Centrocône extranucléaire, après extrusion.
- e, f, g : Interprétation de l'extrusion du centrocône par étirement (flèches, e, f) de la membrane nucléaire externe, qui forme, à elle seule, la paroi du centrocône extranucléaire (flèche, g).



"centre cinétique" (HOLLANDE 1972) intracytoplasmique : Phytoflagellés (JOHNSON et PORTER 1968, SOMMER et BLUM 1965), Algues (LOVLIE et BRATEN 1970, MARCHANT et PICKETT HEAPS 1970, PICKETT HEAPS 1970), Basidiomycètes (McLAUGHLIN 1971, AIST 1972), Myxomycètes (SAKAI et SHIGENAGA 1972), Grégaires (PRENSIER 1973), Hémosporidies (voir AIKAWA 1971, HOWELLS et DAVIES 1971). Quand le fuseau est extérieur au noyau, il ne le pénètre généralement pas : Flagellés Hypermastigines (voir HOLLANDE 1972), Dinoflagellés (CACHON et CACHON 1970, KUBAI et RIS 1969, SOYER 1969). D'autre part, dans l'orthomitose des Métazoaires, si certains auteurs font état d'un contact entre microtubules et enveloppe nucléaire, celui-ci est transitoire, et en rapport avec les déformations de l'enveloppe précédant sa disparition (BAJER et MOLE-BAJER 1969, KRISHAN et BUCK 1965, LAMBERT 1970).

Chez les Coccidies, des invaginations cupuliformes de l'enveloppe nucléaire ont été observées chez Aggregata (PORCHET-HENNERE et RICHARD 1971 b), Klossia helicina (observations personnelles), et chez Hepatozoon (VIVIER et al 1972). Dans ce dernier cas, le passage des microtubules fusoriaux à travers l'enveloppe est identique à celui que nous décrivons et ceux-ci se terminent dans un matériel dense voisin de deux structures annulaires peut-être assimilables à un diplosome.

Les images présentées par HAMMOND et al (1969) sur la microgamétogenèse d'Eimeria auburnensis suggèrent l'existence de centrocônes identiques à ceux des schizontes d'Eimeria necatrix, et les observations de MELHORN et al (1972) chez Eimeria maxima et E. falciformis et KELLEY et HAMMOND (1972) chez E. ninakohlyakimovae en montrent également.

3 - Les centrioles

Décrits pour la première fois par CHEISSIN (1965, 1967) dans les microgamétocytes, puis dans les schizontes d'Eimeria intestinalis, les centrioles ont été retrouvés chez de nombreuses Coccidies (voir les revues par DUBREMETZ 1971 b ; MELHORN et al 1972), en cours de schizogonie ou de microgamétogenèse. Ils existent également chez Toxoplasma (VIVIER et PETITPREZ 1972) et peut-être chez les Hémosporidies (GARNHAM et al 1969 ; AIKAWA et al 1970, STERLING 1972).

Leur structure particulière rappelle celle des jeunes cinéto-somes de Ciliés (ALLEN 1969, DIPPEL 1968) ou de Flagellés (JOHNSON et PORTER 1968) qui passent par un stade à neuf "singlets" disposés en cylindre de dimensions voisines de celles rapportées ici, mais dépourvu de formation axiale, avant d'acquérir leur structure définitive à neuf triplets et leur longueur normale.

Les images obtenues par la technique de rotation mettent en évidence une pièce interne en face de chaque tubule périphérique. Des formations comparables ont été décrites dans le centriole classique, contre le tubule interne de chaque triplet (DE HARVEN 1968, STUBBLEFIELD et BRINKLEY 1967). L'existence de cette "foot piece" (DE HARVEN) dans un centriole très différent du type habituel nous conduit à lui attribuer un rôle important, intervenant peut-être lors de la genèse de l'organite, de la même manière que les "anchor filaments" des protocentrioles de l'oviducte du singe rhésus (ANDERSON et BRENNER 1971).

La constitution en sous-unités des microtubules (central et périphériques) est comparable à celle observée dans les triplets de centrioles habituels où la fibre A apparaît formée de 11 protofibrilles (ROSS 1968).

Comme c'est le cas pour le centriole classique (DE HARVEN 1968, BRINKLEY et STUBBLEFIELD 1970), nous n'avons pas observé de relation directe entre les centrioles et les microtubules fusoriaux. Cependant, un matériel finement granulaire est toujours présent entre l'apex du fuseau et les centrioles, et semble par ailleurs constituer une bonne part du faisceau initial.

Un autre aspect relatif aux centrioles est leur relation de proximité étroite avec la membrane cytoplasmique, toujours rencontrée (sauf dans une seule image Fig. 86) au cours de notre étude. Ceci a souvent été observé chez les Coccidies, au cours de la schizogonie (PORCHET-HENNERE et RICHARD 1971 a, SENAUD et CERNA 1968, SHEFFIELD et HAMMOND 1967), de la microgamétogenèse (HAMMOND et al 1969, SCHOLTYSECK et al 1972, SENAUD et CERNA 1970, MEMMORN et al 1972), ou de la sporogénèse (PORCHET-HENNERE et RICHARD 1971 b), sauf dans les cas où le germe infectieux se forme par endogénèse (ROBERTS et al 1970 a, VIVIER et PETITPREZ 1972, DANFORTH et HAMMOND 1972, KELLEY et HAMMOND 1972, SAMPSON et HAMMOND 1972). Une de nos images (Fig. 86) pourrait d'ailleurs se rapporter à ce dernier cas. Au cours de la sporogénèse et de la gamétogénèse chez la Grégarine Diplauxis hatti, PRENSIER (1973 et communication personnelle) observe une proximité étroite entre la membrane cytoplasmique et l'apex des fuseaux de division, en l'absence de centriole. Chez une autre Grégarine, DESPORTES (1970) montre également une telle relation entre "centrosomes" et membrane plasmique pour certains noyaux des microgamontes, et des modalités de division différentes entre noyaux superficiels et noyaux profonds.

Si cette proximité joue un rôle dans la formation des mérozoïtes, microgamètes ou sporozoïtes quand ceux-ci s'individualisent par exogénèse, on peut se demander si elle n'intervient pas dans le déroulement des mitoses. Elle pourrait peut-être traduire une relation entre l'accroissement de la surface cellulaire et le déroulement des mitoses schizogoniques. Cependant, l'absence de rapports entre centrioles et membrane cytoplasmique chez les Coccidies formant leurs mérozoïtes par endogénèse limite la portée de cette interprétation.

Contrairement à MEINHORN et al (1972), nous n'avons jamais observé de centrioles à l'intérieur des noyaux. Les "structures centriolaires" intranucléaires décrites par ces auteurs semblent d'ailleurs devoir être plutôt interprétées comme des coupes latérales de centrocytes ou peut-être de formations mitotiques initiales que comme de véritables centrioles.

Le rôle des centrioles dans la mitose schizogonique ne peut être défini par la seule observation ultrastructurale. Alors que pendant très longtemps ces organites ont été considérés comme inducteurs et organisateurs du fuseau, les hypothèses actuelles tendent à leur dénier ce rôle (PICKETT-HEAPS 1971, HOLLANDE 1972). Il s'agirait plutôt d'organites ^{de cils ou de flagelles, utilisant la mécanique mitotique} générateurs pour être répartis entre les cellules filles : "La différenciation morphologique de "diplosomes" aux pôles nucléaires est un phénomène indépendant de la caryocinèse et uniquement lié à la formation prochaine de cellules flagellées mobiles ou de cellules originellement flagellées et mobiles assurant la reproduction de l'espèce par voie sexuée ou asexuée" (HOLLANDE, 1972 p. 456). Chez les Eimeria, la présence des centrioles pendant la schizogonie pourrait donner lieu à une interprétation comparable car, bien que ces organites ne soient pas ici générateurs d'axonèmes, il est possible qu'ils interviennent dans la genèse du conoïde et des microtubules sous pelliculaires (hypothèse envisagée par SENAUD et CERNA, 1969, et discutée plus loin). Cependant, leur présence permanente aux pôles des noyaux, qu'ils ne quittent pas, même lorsque se forment les mérozoïtes semble indiquer qu'ils pourraient jouer un rôle au moins dans l'orientation des mitoses, pour guider les pôles dans leur séparation ou leur pénétration dans les germes.

4 - Les microtubules de l'appareil mitotique

a. Caractéristiques

Le complexe microtubulaire associé à la mitose schizogonique est de structure très variable. Cependant, quelques caractéristiques

constantes peuvent être relevées, qui sont communes à tous les microtubules que nous avons observés :

- Leur diamètre (20 - 22 nm) est comparable à celui des fibres mitotiques décrites par ailleurs (voir la revue de FAURE-FREMIET 1970)
- Ils se terminent (au moins à une extrémité) dans un matériel dense voisin des centrioles et localisé dans le cytoplasme (centrocône).
- Tous pénètrent, au moins pendant une partie de la mitose, dans le noyau : il ne se forme pas d'aster ou de figure de ce type.

b. Origine

Les microtubules semblent naître dans le tunnel initial situé entre les deux couples de centrioles. Cependant, ils ne deviennent nettement visibles que lorsque disparaît la portion d'enveloppe nucléaire qui formait ce tunnel. Le matériel dense finement granuleux qui constitue la plus grande part du "faisceau" initial et qui est retrouvé dans les centrocônes pourrait représenter une accumulation du monomère protéique dont la polymérisation forme les microtubules.

Un tel matériel dense et microgranulaire est très souvent décrit aux pôles des fuseaux de division (FAURE FREMIET 1970) et est généralement interprété de cette manière.

L'apparition des microtubules semble liée au contact direct entre cytoplasme et nucléoplasme, lors de la disparition de l'enveloppe nucléaire au niveau du manchon. Une condition identique existerait chez les Hémospodidies (AIKAWA 1966). Bien qu'un tel "mixoplasme" (WASSERMAN 1929, cité par AIKAWA 1966) n'apparaisse pas dans de nombreuses mitoses, il pourrait peut-être jouer un rôle chez Eimeria. Il faut noter par ailleurs qu'en fin de division, la disparition des microtubules est limitée au nucléoplasme, ceux-ci persistant dans le centrocône. Les facteurs d'organisation (Polymérisation, dépolymérisation, INOUE 1964) des microtubules semblent ainsi liés, au moins en partie, aux propriétés différentes du nucléoplasme et du cytoplasme des schizontes d'Eimeria necatrix.

Le sens d'accroissement des microtubules, démontré par INOUE (1964) dans la mitose classique, reste mal défini dans le cas présent, bien que l'existence de matériel dense aux pôles du fuseau laisse supposer que certains tubules au moins s'allongent à partir de ces pôles, comme les fibres fusoriales dans l'orthomitose. Par contre, d'après INOUE (1964), les fibres chromosomiales naîtraient à partir des cinétochores.

c. Différents types de microtubules

Dans la mitose classique, on distingue deux catégories principales de microtubules :

- les microtubules fusoriaux, joignant les deux pôles ;
- les microtubules chromosomiaux, joignant les cinétochores aux pôles.

Des travaux récents ont montré qu'une grande part des microtubules fusoriaux ne sont pas continus, mais sont en fait issus d'un pôle et se terminent "quelque part entre la plaque équatoriale et l'autre pôle" (BRINKLEY et CARTWRIGHT 1971 ; McINTOSH et LANDIS 1971).

Chez Eimeria necatrix, il existe des microtubules continus en début de mitose, comme chez d'autres Eimeria (HAMMOND et al 1969, ROBERTS et al 1970, SNIGIREVSKAYA 1969, DANFORTH et HAMMOND 1972, KELLEY et HAMMOND 1972, HAMMOND 1971, MEHLHORN et al 1972). Il pourrait d'autre part exister à ce stade des fibres chromosomiales joignant les cinétochores aux pôles (Fig. 44) ; une image de KELLEY et HAMMOND (1972) le suggère également chez E. ninakohljakimovae.

Quand les centrocônes sont formés, il semble (bien qu'il soit difficile de le prouver) que les microtubules continus disparaissent. Les fibres chromosomiales ne sont, à ce stade, plus guère représentées car la plupart des cinétochores sont groupés près des centrocônes et n'entrent pas en contact avec les microtubules situés dans ces derniers. Il peut exister alors par contre deux hémifuseaux distincts dont les fibres pourraient être rapprochées de celles de la troisième catégorie citée ci-dessus, à savoir ceux qui se terminent "quelque part entre la plaque équatoriale et le pôle", mais dont le rôle est ici difficile à définir.

L'absence quasi totale de microtubules intranucléaires lors de l'allongement du noyau laisse penser que ce phénomène doit être indépendant de l'appareil fusorial, contrairement à ce qui se passe dans la plupart des mitoses où un important faisceau de fibres continues assure l'écartement des pôles à l'anaphase et à la télophase (BAJER 1968).

Ces caractéristiques distinguent la mitose schizogonique d'Eimeria necatrix des cryptomitoses à hémifuseaux décrites par HOLLANDE (1972), car s'il existe dans ces cas des hémifuseaux, il persiste un important faisceau de fibres continues responsables de l'écartement des pôles. Par ailleurs, les hémifuseaux apparaissent alors avant le fuseau continu et sont constitués de fibres chromosomiales alors qu'ici ils lui succèdent et ne semblent pas contracter de relations avec les cinétochores déjà groupés aux pôles.

5 - L'enveloppe nucléaire

La persistance de cette enveloppe au cours de la mitose est un phénomène fréquent chez les Protozoaires et les Thallophytes, et elle caractérise, selon HOLLANDE (1972), la "Cryptomitose". La différenciation des formations initiales et des centrocônes est par contre très originale.

Le manchon formé en début de caryocinèse rappelle quelque peu les canaux cytoplasmiques traversant le noyau de certains Dinoflagellés (KUBAI et RIS 1969) ; toutefois, il est beaucoup plus fugace dans le cas présent.

Le comportement de l'enveloppe lors de la séparation des noyaux fils est identique à celui décrit par HAMMOND et al (1969) chez Eimeria auburnensis. Il est caractérisé par la disjonction des deux membranes nucléaires qui se referment successivement. Cette figure a également été observée chez le Cilié Nassula (TUCKER 1967) bien que, chez cette espèce, l'écartement des noyaux fils soit dû à un faisceau microtubulaire, qui n'existe pas chez Eimeria.

6 - Essai d'Interprétation du phénomène (Figures D et E)



a, L'analyse des éléments structuraux intervenant dans la mitose schizogonique chez Eimeria necatrix nous conduit à y distinguer deux événements essentiels :

- En premier lieu la duplication et la séparation des chromosomes, qui sont rassemblés aux pôles du noyau en présence d'un appareil fusorial microtubulaire. A la fin de cette étape, les centrocônes se forment et les cinétochores y sont accolés ; les microtubules disparaissent alors plus ou moins rapidement du nucléoplasme.

- Puis la division du noyau, se traduisant d'abord par l'écartement des centrocônes (qui entraînent avec eux leur lot de chromosomes) et ensuite par l'individualisation des noyaux fils.

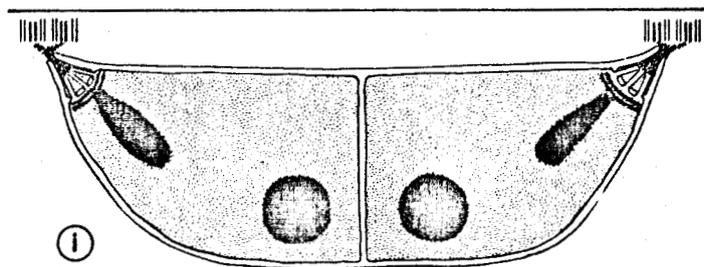
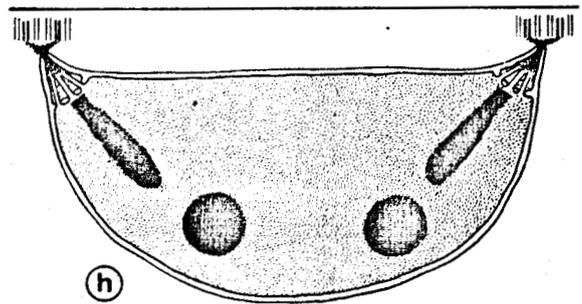
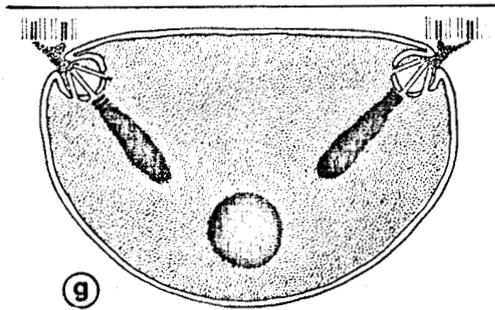
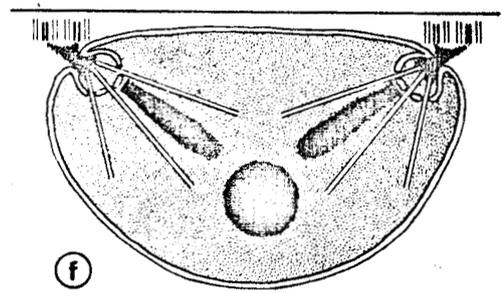
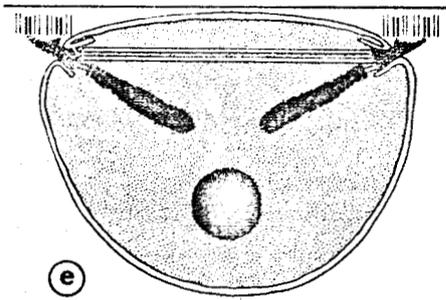
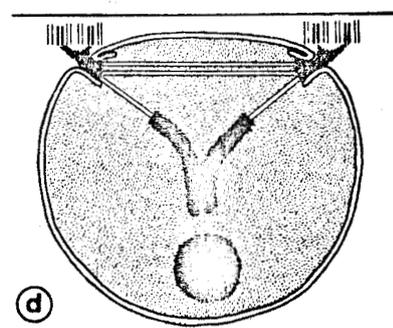
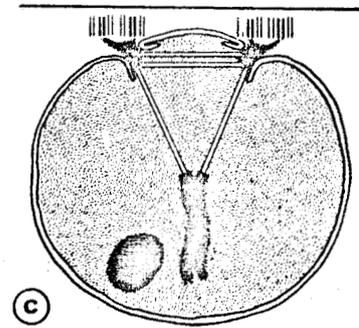
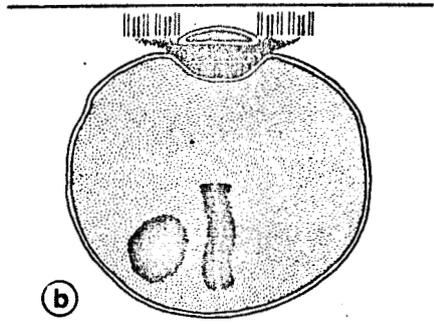
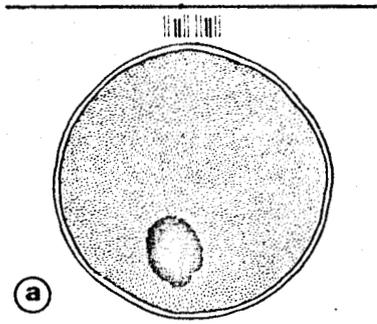
La disjonction entre ces deux processus semble être une caractéristique importante des mitoses schizogoniques ou apparentées. Elle est représentée de façon encore plus nette chez les Hémosporeidies (HOWELLS et DAVIES 1971), où les chromosomes sont répliqués plusieurs fois avant que le noyau de l'ocyste se découpe en noyaux fils.

b, Les observations que nous avons réalisées, et que nous avons tenté d'ordonner selon un mode logique fondé, en particulier, sur l'évolution des centrocônes, révèlent une grande

Figure D

Interprétation schématique de la mitose schizogonique d'Eimeria
necatrix (1 seul chromosome est représenté).

- a, Interphase
- b, Manchon initial, individualisation des cinétochores des chromosomes
- c, Fuseau intranucléaire avec microtubules continus et chromosomiaux
- d, e, Elongation du fuseau continu et séparation des chromosomes fils qui sont rassemblés aux pôles
- f, Formation des centrocônes et scission du fuseau en hémifuseaux
- g, Disparition des hémifuseaux
- h, Extrusion des centrocônes - Dédoublement du nucléole
- i, Séparation des noyaux fils par la membrane nucléaire interne (la membrane externe se pince ensuite). Les cinétochores perdent leur individualité.



BUS
LILLE

variabilité dans le processus mitotique des schizontes d'Eimeria necatrix. Ces variations concernent essentiellement la disparition du fuseau continu, qui ne dépend pas de l'écartement des pôles, mais semble liée à la formation plus ou moins précoce des centrocônes, elle-même conditionnée par l'arrivée aux pôles des cinétochores des chromosomes.

D'autre part, l'initiation possible d'une nouvelle mitose avant que la précédente soit terminée évoque un phénomène connu depuis longtemps chez les Coccidies (BELAR 1926, NABIH 1938), les Grégarines (GRELL 1964), les Radiolaires et certains Dinoflagellés (HOLLANDE & ENJUMET 1953) : il s'agit de l'accélération des mitoses. Dans la masse cytoplasmique indivise les premières divisions nucléaires sont nettement séparées tandis que les suivantes se déroulent à une cadence de plus en plus rapide et finissent par interférer. Un tel phénomène est délicat à saisir au cours d'une étude ultrastructurale, car il est bien difficile d'ordonner chronologiquement les images obtenues à partir de coupes ultrafines, des divers stades du parasite qui coexistent dans le tissu intestinal.

Les considérations envisagées ci-dessus nous permettent cependant de formuler une explication de la variabilité de la mitose schizogonique, si l'on tient compte de l'accélération des processus au cours de la croissance du schizonte.

Au cours des premières divisions, il existe une interphase et les cinétochores s'individualisent loin du manchon initial. Ils se dédoublent et chaque cinétochore fils émet une ou des fibres chromosomiales vers un pôle. Un fuseau continu important se développe et s'allonge tandis que les cinétochores migrent progressivement vers les pôles. Puis les centrocônes se forment et le fuseau continu disparaît.

Par contre, en fin de schizogonie, quand une mitose débute pendant la télophase de la précédente, le centrocône auquel sont encore fixés les chromosomes participe à la formation du faisceau initial. Les cinétochores se dédoubleraient à proximité immédiate du manchon (éventualité suggérée par certaines de nos images, voir fig. 28, 32). Dès l'ouverture de ce dernier et l'apparition d'un court fuseau continu, ils émettent des fibres chromosomiales et ont tôt fait de migrer vers les pôles encore très rapprochés. Les centrocônes se forment alors et le fuseau continu disparaît très tôt (Fig. 40).

Entre ces deux types extrêmes pourraient s'intercaler des intermédiaires, selon le degré de dépendance existant en début de mitose entre les chromosomes et les formations initiales.

Cette hypothèse nous conduit à considérer les hémifuseaux

comme deux moitiés du fuseau continu se séparant lors de la fermeture des centrocônes. Les microtubules pourraient continuer de croître, quand cet évènement est intervenu alors que les pôles étaient encore rapprochés, et régresser ensuite. La signification fonctionnelle de ces formations nous échappe. Elles pourraient d'ailleurs être facultatives et nous ne les avons pas observées lors de la dernière mitose, au cours de la genèse des mérozoïtes

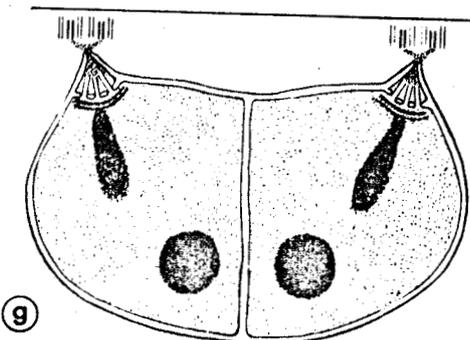
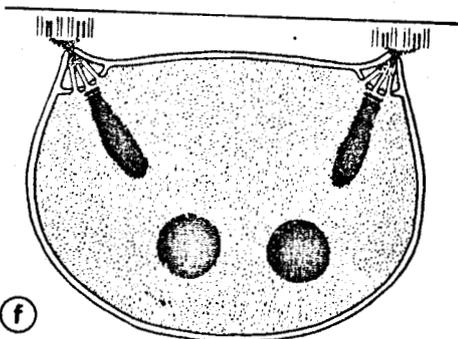
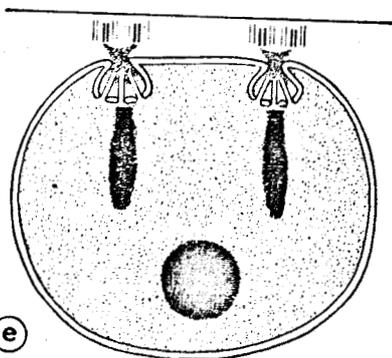
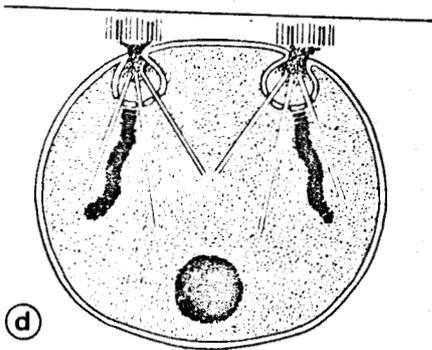
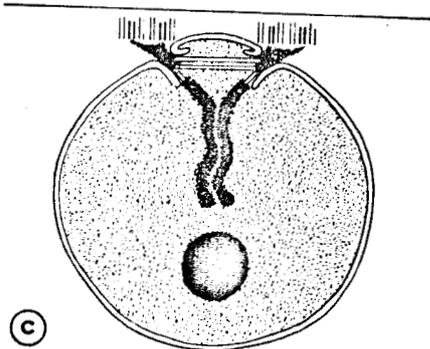
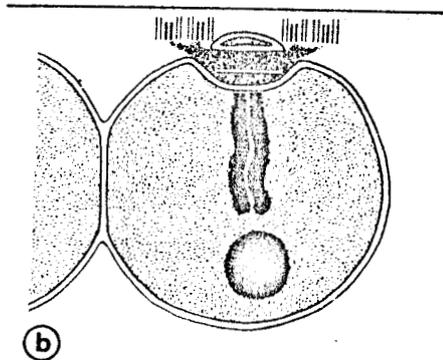
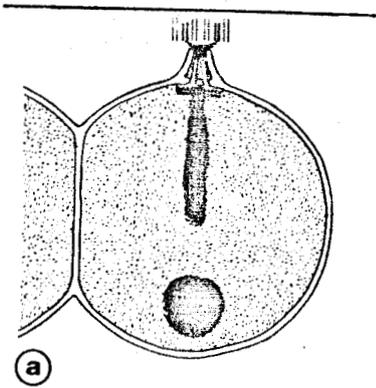
Cette conception qui explique les variations intervenant dans la ségrégation et la montée aux pôles des chromatides filles, permet également de comprendre les différences intervenant au cours de la seconde phase de la mitose, c'est-à-dire l'écartement des centrocônes et la séparation des noyaux fils. En effet, la distance entre les pôles au moment de la caryodiérèse peut varier notablement (Fig. 63, Fig. 65-66). Il semble que lorsqu'un fuseau continu important se développe, il participe efficacement à l'éloignement des pôles avant la formation des centrocônes, tandis que dans le cas contraire, les pôles sont peu écartés au même stade (Fig. 44 - Fig. 52). Le mécanisme d'élongation lié à l'extrusion des centrocônes, qui est peut-être conditionné à la fois par l'accroissement de la surface cytoplasmique (par l'intermédiaire des centrioles) et l'augmentation du volume nucléaire, intervient alors, mais la différence persiste et conduit aux résultats observés. On peut ainsi envisager à l'extrême une élongation importante avec étranglement médian (Fig. 64) au cours des premières divisions.

Des observations complémentaires sont nécessaires pour vérifier cette hypothèse, en particulier l'analyse du comportement des cinétochores, et surtout l'examen de stades de schizogonie différents, avec des méthodes permettant de les identifier avec certitude ; le développement du parasite en culture cellulaire faciliterait par exemple cette étude.

Figure E

Interprétation schématique d'une mitose schizogonique
d'Eimeria necatrix lors de l'accélération des divisions nucléaires
(Comparer avec la figure D).

- a, fin de la mitose précédente.
- b, Manchon initial (Probablement issu de la transformation du centrocône). Les noyaux fils ne sont pas encore séparés complètement. Les cinétochores des chromosomes n'ont pas quitté le pôle et se dédoublent sur place.
- c, Fuseau intranucléaire : les chromosomes fils sont immédiatement rassemblés aux pôles (La mitose précédente est terminée).
- d, Formation des centrocônes et des hémifuseaux.
- e, Disparition des hémifuseaux.
- f, Extrusion des centrocônes, dédoublement du nucléole.
- g, Séparation des noyaux fils par la membrane nucléaire interne (puis début de la mitose suivante).



BUS
L'ELLE

II - LA SCHIZOGONIE, PHASE DE DIFFERENCIATION DES MEROZOITES (Figures F et G)

L'étude ultrastructurale de la genèse des mérozoïtes chez Eimeria necatrix fait ressortir la complexité de ce phénomène, assez souvent étudié chez les Sporozoaires mais encore mal expliqué.

Trois problèmes principaux concernent cette genèse : le mode d'individualisation des germes, les relations entre la dernière mitose et la différenciation, et les modalités d'apparition des divers organites du mérozoïte.

A - Mode d'individualisation des mérozoïtes

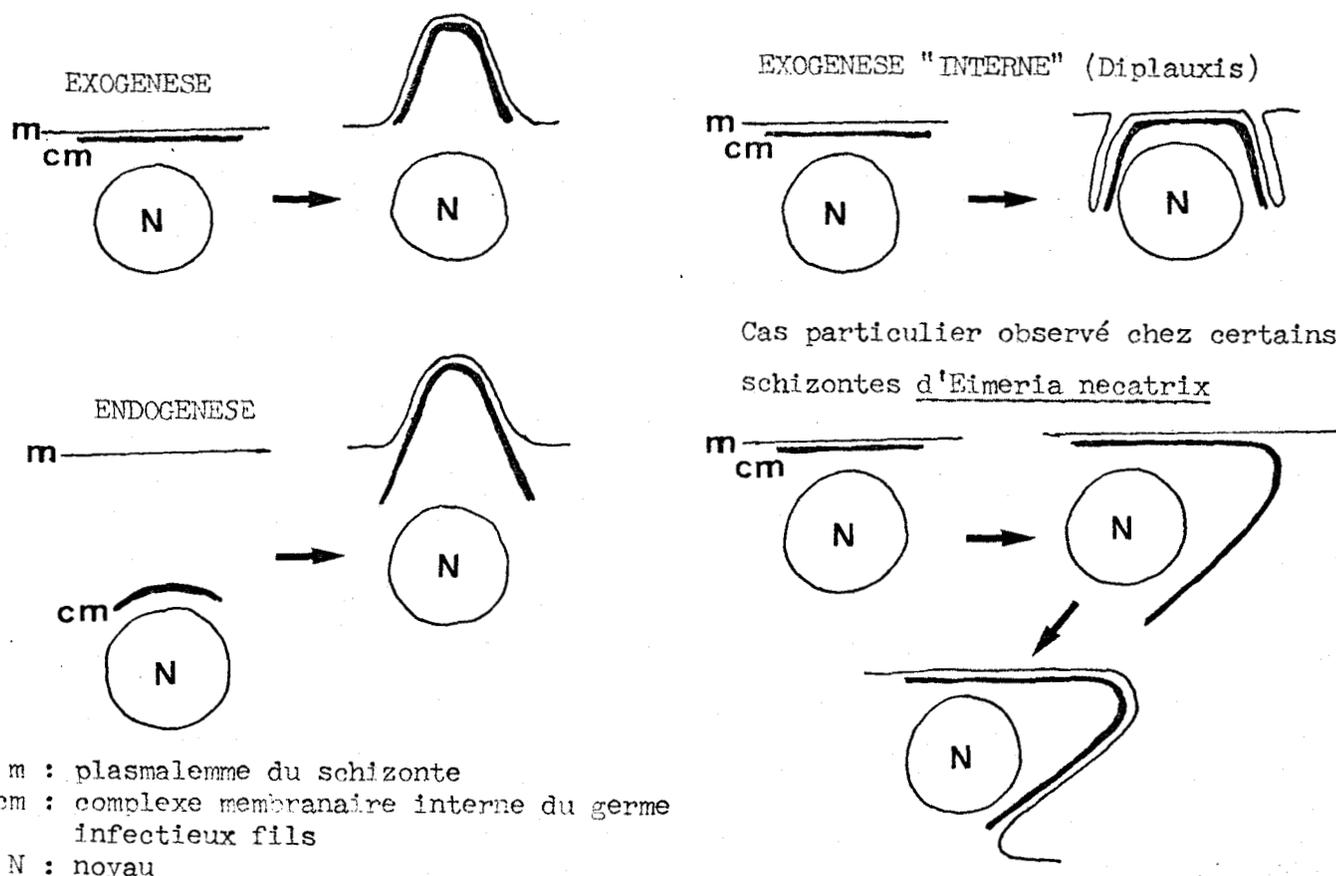
PORCHET-HENNERE et RICHARD (1971 a) distinguent chez les Sporozoaires deux modes d'individualisation des germes infectieux : l'exogénèse et l'endogénèse, "selon que le germe bourgeonne à l'extérieur de la masse cytoplasmique ou s'individualise en son sein". PORCHET-HENNERE (1972 a) précise ensuite cette notion et résume les caractéristiques de chacune de ces modalités.

C'est ainsi que dans l'exogénèse, une cellule mère spécialisée (le schizonte), dont la paroi est constituée par une membrane unitaire, donne naissance à des germes fils dont le complexe membranaire interne apparaît à proximité immédiate de la surface cytoplasmique ; dans l'endogénèse, la cellule mère a gardé la structure du germe infectieux (et en particulier la paroi trimembranaire), et le complexe interne des individus fils commence à se former en profondeur, au sein du cytoplasme maternel. Dans certaines espèces, les deux modes semblent se succéder au cours de l'une des schizogonies (endogénèse puis exogénèse).

La formation des mérozoïtes chez Eimeria necatrix représente ainsi un exemple typique d'exogénèse, comme c'est le cas chez la plupart des Eimeria et chez les Plasmodium (PORCHET-HENNERE 1972 a). Cependant, si le complexe membranaire interne apparaît toujours à proximité immédiate du plasmalemm, nous avons pu observer des figures où ce complexe poursuit son développement en s'enfonçant dans le cytoplasme. Ces images diffèrent de celles de l'"exogénèse interne" (PORCHET HENNERE 1972 a) qui, selon cet auteur, serait due à des causes mécaniques résultant du manque d'espace dans la spore, et dont le type est représenté par la sporogénèse de Diplauxis (PRENSIER 1970 a, b) : dans ce cas, le complexe membranaire interne s'enfonce dans le cytoplasme, mais il est accompagné dans cette invagination par le

plasmalemme. Par contre, nos observations sont identiques à certaines de celles de VANDENBERG et al (1967) dans l'ocyste de Plasmodium berghei.

Les schémas ci-dessous illustrent ces divers modes de genèse :



La disjonction possible, chez Eimeria necatrix entre les deux composantes de la paroi du futur germe, qui n'apparaît classiquement que dans l'endogenèse, tend à montrer que la différence entre les deux modes de formation réside essentiellement dans la localisation superficielle ou profonde des pôles des noyaux lors de l'induction du développement des germes. Les modalités de genèse des structures doivent être similaires dans les deux cas.

B - Relations entre la dernière mitose et la différenciation

1. D'une manière générale, la différenciation des germes infectieux de Sporozoaires est contemporaine de la dernière division nucléaire intervenant dans la cellule mère (PORCHET-HENNERE 1972 a).

Chez les Eimeridae à développement exogénétique, les observations à ce sujet étaient jusque là limitées à l'existence d'un centrocône à l'apex du noyau du futur mérozoïte (SENAUD et CERNA 1968, 1969 ; SCHMIDT et al 1967, HELLER et SCHOLTYSECK 1971, MEHLHORN et al. 1972, DUBREMETZ 1971 b).

Chez les Toxoplasmes et organismes voisins, les résultats sont plus précis, et montrent 2 cônes polaires, de structure comparable à celle des centrocônes, pointant vers les germes fils en cours d'individualisation (SENAUD 1967, SHEFFIELD 1966, 1968, SHEFFIELD et MELTON 1968, DUBREMETZ et VIVIER 1971).

Chez les Hémosporidies, des fuseaux de division sont observés dans des noyaux associés à l'apparition des mérozoïtes érythrocytaires (SCALZI et BAHR 1968) et des sporozoïtes (TERZAKIS 1971, HOWELLS et DAVIES 1971, DESSER 1972). Mais c'est chez les Eimeria à début de développement endogénétique que les observations les plus nettes ont été réalisées (ROBERTS et al 1970 a, DANFORTH et HAMMOND 1972) : elles montrent un court fuseau intranucléaire accompagnant le début de l'individualisation des germes, et des centrocônes ensuite.

Nos résultats chez Eimeria necatrix sont assez comparables et montrent que la différenciation des mérozoïtes peut commencer à un stade précoce de la dernière mitose schizogonique. Il n'est pas possible encore de préciser si l'initiation de ce phénomène coïncide avec la duplication des centrioles ou si elle lui succède, car les figures les plus précoces de l'organitogenèse sont difficilement identifiables.

D'autre part, alors que l'apparition des ébauches des mérozoïtes semble synchronisée dans un même schizonte, nous ne pouvons affirmer avec certitude qu'il en est de même pour les divisions nucléaires successives, et en particulier pour la dernière d'entre elles. Des travaux complémentaires seraient nécessaires pour préciser cette question. Ils permettraient d'aborder l'étude du déterminisme du déclenchement des mitoses et celui de l'initiation de la différenciation.

En effet, ces phénomènes sont très peu connus, et, dans le cas de la genèse des germes infectieux, notre ignorance est totale.

2. Le déroulement de la dernière mitose ne semble pas différer essentiellement de celui des précédentes. Il concorde avec l'hypothèse d'accélération du processus caryocinétique envisagée précédemment : si l'initiation des germes coïncide avec le début de la dernière division nucléaire, la fréquence des centrocônes et la rareté du fuseau semble indiquer que celui-ci disparaît rapidement et que les chromosomes fils sont très tôt solidaires des pôles.

D'autre part, le rôle du complexe centriole-centrocône dans l'orientation et la migration des noyaux fils est nettement mis en évidence au cours de cette seconde phase de la schizogonie : les noyaux semblent "entraînés" par les formations polaires vers l'intérieur des mérozoïtes ; le problème de la dépendance entre centriole et surface cellulaire se pose

encore ici : cet organite est-il effectivement relié à la paroi (et plus précisément, dans le cas présent, au complexe membranaire interne) - et alors l'intégration nucléaire serait un phénomène passif -, ou glisse-t-il le long de la paroi en entraînant à sa suite le centrocyte et le noyau ?

3. Il semble que centrioles et centrocytes disparaissent peu après la mise en place du noyau dans le germe fils. Ils n'ont jamais été décrits chez les germes mûrs de Sporozoaires (voir PORCHET-HENNERE et VIVIER 1971), excepté par PORCHET-HENNERE et RICHARD (1971 a) chez Aggregata et par MEINHORN et al (1972) qui observent un centriole dans des mérozoïtes mûrs d'Eimeria falciformis. Ces derniers auteurs précisent en outre que les centrocytes disparaissent avant les centrioles au cours de la genèse des germes. Nos observations ne nous permettent pas d'adhérer à ces affirmations en ce qui concerne Eimeria necatrix, car il semble que dans cette espèce l'ordre de désorganisation de ces structures soit inverse de celui décrit par ces auteurs, et qu'elles disparaissent totalement avant la maturation du germe. Chez Aggregata, il n'apparaît pas de centrocyte typique, et les centrioles observés chez les mérozoïtes mûrs disparaîtraient rapidement.

C - Modalités de genèse des structures du germe

La séquence d'apparition des divers organites des futurs mérozoïtes d'Eimeria necatrix ne peut être parfaitement précisée, car certains d'entre eux semblent être induits en même temps, et d'autres ont des stades précoces difficiles à caractériser. D'autre part, il en est qui sont issus du cytoplasme du schizonte. Cependant, trois groupes de formations peuvent être distingués, qui apparaissent ou sont intégrés successivement.

- En premier lieu le complexe membranaire interne, le conoïde, les microtubules sous pelliculaires et les rhoptries.

- Puis les organites cytoplasmiques (pendant et après la pénétration nucléaire).

- Enfin les micronèmes et le paraglycogène (après l'intégration nucléaire).

Nous envisagerons successivement les modalités de genèse de ces diverses structures.

1 - Le plasmalemme

Comme c'est le cas chez tous les Sporozoaires, quel que soit le mode d'individualisation du germe (PORCHET-HENNERE 1972 a), la membrane

cytoplasmique du mérozoïte d'Eimeria necatrix dérive de celle du schizonte. Une importante augmentation de surface du plasmaleme intervient lors de l'évagination des germes, mais il n'est pas possible de dire si elle se fait uniformément, ou en des points précis, par exemple à la base du futur mérozoïte.

2 - Le complexe membranaire interne

Sur les exemplaires correctement fixés, le complexe membranaire interne des mérozoïtes d'Eimeria necatrix est toujours formé de deux membranes unitaires accolées, qu'il s'agisse de germes mûrs ou en cours d'individualisation, même aux stades les plus précoces. De plus, et cela est plus net chez les formes immatures, les interruptions de ce complexe montrent un retournement et une continuité des deux membranes constitutives, ce qui permet d'assimiler ces formations à des vésicules aplaties, à lumière presque entièrement collapsée. Cette interprétation suggérée par REGER (1967) à propos de la grégarine Pyxinoïdes, clairement démontrée par VIVIER et PETITPREZ (1968) chez Toxoplasma, semble pouvoir être appliquée à l'ensemble des Sporozoaires (VIVIER et al 1970).

Les modalités de genèse du complexe membranaire interne des germes infectieux chez ces Protozoaires sont mal connues. Chez Toxoplasma, VIVIER et PETITPREZ (1968) montrent que cette formation a, dans certains cas, pour origine l'infléchissement dans le cytoplasme du complexe homologue de la cellule mère. Lors de l'apparition des germes par exogenèse, le complexe membranaire interne est une néoformation, car il n'existe pas dans le schizonte immature. Et la plupart des auteurs n'ont alors observé aux stades précoces qu'un "épaississement dense plus ou moins bien résolu" (PORCHET-HENNERE 1972 a). Seul, PRENSIER (1970 b) a pu montrer qu'au cours de la sporogénèse chez la Grégarine Diplauxis hatti, cette formation a pour origine l'aplatissement d'une lame ergastoplasmique contre le plasmaleme - vérifiant ainsi l'hypothèse de REGER - et que son développement peut se poursuivre par adjonction et aplatissage de vésicules issues de l'appareil de Golgi.

Il en est peut-être de même au cours de la schizogonie (PORCHET-HENNERE et RICHARD 1971 a) chez Aggregata.

Chez Eimeria necatrix, nos images montrent que, dès l'origine, le complexe membranaire interne peut être issu de l'aplatissement de saccules (Fig. 76). Cependant, s'il existe généralement dans le schizonte immature une lame d'ergastoplasme parallèle à la surface, nous n'avons jamais observé de continuité entre cette formation et le jeune complexe interne.

Nos observations sur la suite du développement nous font suggérer une origine golgienne (Fig. 91, 104, 105, 107) pour le complexe membranaire interne des mérozoïtes d'Eimeria necatrix, et nous pensons qu'il en est ainsi dès les stades les plus précoces; cependant, nous manquons d'informations pour pouvoir exclure totalement, à ces stades, l'intervention de l'ergastoplasme.

Dans les germes en cours d'évagination, la composante interne de la paroi nous est apparue constituée de lames bимembranaires dont une extrémité ou une partie vient s'adosser au plasmalemme. Certaines images montrent un accollement ou une convergence du bord libre de ces lames vers les saccules et vésicules du dictyosome. Chez Eimeria callospermophili, dont le développement est d'ailleurs partiellement endogénétique, ROBERTS et al (1970 a) montrent également un complexe membranaire interne nouvellement formé discontinu, constitué d'écaillés associées chacune à une paire de microtubules sous pelliculaires, et signalent la présence à proximité de vésicules issues de l'appareil de Golgi.

Par analogie avec la démonstration de PRENSIER, et comme le suggèrent certaines de nos images, nous pensons que le complexe membranaire interne des mérozoïtes d'Eimeria necatrix se développe par fusion progressive de vésicules issues du dictyosome. Cependant, si l'appareil de Golgi semble intervenir dans ce développement, nous ne pouvons exclure la possibilité d'un allongement par synthèse membranaire in situ.

Les images de développement "interne" de certains mérozoïtes d'Eimeria necatrix montrent que, comme dans l'endogenèse, la forme du germe n'est pas déterminée par l'évagination du plasmalemme, mais qu'elle est donnée par l'association complexe membranaire interne - microtubules sous pelliculaires -. Mais nous ne pouvons déterminer laquelle des composantes de cette association est responsable de cette organisation. Nous ne saurions pas mieux préciser laquelle des deux est initiée la première, car, même aux stades les plus précoces, elles apparaissent ensemble, et ont la même extension, comme c'est le cas chez tous les Sporozoaires étudiés (PORCHET-HENNERE 1972 a).

Les micropores

Ces organites sont souvent présents sur les images de germes infectieux en formation (SCHOLTYSECK et MEHLHORN 1970, PORCHET HENNERE 1972 a) et nous les observons sous leur forme habituelle dès le début de l'évagination des mérozoïtes d'Eimeria necatrix (Fig. 90, 91). Bien que de telles formations existent chez le schizonte immature (voir plus haut), il ne semble pas que

celles-ci soient intégrées dans les ébauches de germes, et SENAUD et CERNA (1968, 1969) pensent qu'à ce niveau la paroi différencie de nouveaux micropores. Mais aucune image de la genèse de ces structures n'a été obtenue jusqu'à présent. Chez Eimeria necatrix, nous avons fréquemment observé, lors de l'initiation des mérozoïtes une invagination en ampoule du complexe membranaire interne vers son extrémité distale (Fig. 85).

Un micropore pourrait dériver de cette formation, par résorption de la partie sphérique de l'ampoule, et persistance du col.

Nous ne connaissons pas les modalités d'induction de cette structure, mais savons qu'elle peut apparaître en plusieurs points car nous avons pu observer deux micropores dans certains mérozoïtes (Fig. 103), ce qui a déjà été décrit chez d'autres germes infectieux de Sporozoaires (voir la revue de SCHOLTYSECK et MEHLHORN 1970 et VIVIER et PETITPREZ 1969).

3 - Les microtubules sous pelliculaires

Ces formations sont décrites dans tous les germes infectieux de Sporozoaires et souvent au nombre d'une vingtaine (PORCHET-HENNERE et VIVIER 1971). Leur apparition au cours de la genèse des germes semble toujours située en même temps que celle du complexe membranaire interne (PORCHET-HENNERE 1972 a). Chez Eimeria stiedae, HELLER et SCHOLTYSECK (1971) décrivent l'apparition d'un faisceau de microtubules voisin du conoïde, qui se dispose ensuite régulièrement autour de ce dernier. Chez Aggregata, PORCHET-HENNERE et RICHARD (1971 a) montrent, au début de la genèse des schizozoïtes, la convergence de microtubules vers un centriole et supposent une intervention de cet organe dans l'apparition de ces structures. Chez Eimeria callospermophilii, ROBERTS et al (1970 a) observent la formation simultanée du complexe membranaire interne et des microtubules sous pelliculaires, ces derniers étant associés par paires, comme chez Eimeria necatrix.

Nos résultats montrent que la genèse des microtubules sous pelliculaires chez Eimeria necatrix est associée à un anneau de structure périodique situé sous le bord proximal du complexe membranaire interne (Fig. 69, 70, 73). Aucun travail sur les Sporozoaires ne signale une telle formation, dont dérive sans doute l'anneau d'insertion des microtubules sous pelliculaires habituellement observé chez des stades plus tardifs de différenciation des germes infectieux et chez les germes mûrs (voir PORCHET-HENNERE et VIVIER 1971 et PORCHET-HENNERE 1972 a).

La morphopoïèse d'un ensemble structuré tel que le complexe microtubulaire sous pelliculaire du mérozoïte d'Eimeria necatrix suppose l'existence d'une matrice initiale renfermant les germes à partir desquels

se polymérisent les microtubules (Matrice nématopoiétique, FAURE-FREMIET 1970). Il semble que la formation périodique annulaire, observée lors du début de l'organitogenèse puisse être considérée comme telle, et soit responsable de l'agencement et du développement des microtubules sous pelliculaires. Les centrioles pourraient jouer un rôle important dans la genèse de cet anneau qui s'organise autour du diplosome avant l'apparition des microtubules (Fig. 79).

4 - Le conoïde

a, La structure de cet organite, présent chez la plupart des germes infectieux de Sporozoaires excepté les Hémospordies et les Piroplasmés est relativement bien connue, bien qu'en aucun cas le nombre de fibres qui le constituent ait pu être exactement défini (voir VIVIER 1972).

La genèse du conoïde a, par contre, rarement été observée avec précision, bien que de nombreux travaux montrent qu'il apparaît à proximité du centriole ou du centrocône quand ceux-ci sont décrits. SENAUD et CERNA (1969), étudiant la schizogonie chez Eimeria tenella et E. magna observent cette proximité et envisagent la possibilité d'un rapport entre centriole et conoïde. Cette hypothèse est souvent évoquée par la suite, et récemment par HELLER (1972), qui affirme que le conoïde des mérozoïtes d'Eimeria stiedae est formé de 18 fibres et suppose que cet organite est induit par le centriole

Nous n'avons pu, bien que le chiffre de 18 soit possible, définir exactement le nombre de fibres constituant le conoïde d'Eimeria necatrix. Par contre, nous avons pu observer que dès l'origine, cet organite possède son diamètre apical définitif, et est formé de fibres, mais que sa hauteur initiale est très réduite, et croît ensuite pendant l'individualisation des mérozoïtes. Le problème se pose de savoir si le conoïde court renferme déjà tous les germes des fibres constitutives qui s'allongent ensuite en spirale - hypothèse la plus vraisemblable -, ou s'il est constitué progressivement par intercalation successive de fibres de longueur définitive.

Nous avons pu, en outre, déceler une relation matérielle entre le conoïde nouvellement formé et la base du diplosome (ou l'apex du centrocône) représentée par une bandelette dense venant se terminer à l'intérieur de l'organite apical. Une telle formation n'a jamais été décrite antérieurement chez les Sporozoaires. PORCHET-HENNERE et RICHARD (1971a) montrent, chez les mérozoïtes d'Aggregata, un élément dense strié émanant de la région du conoïde et se perdant dans le cytoplasme qui est peut-être homologue de ce que nous décrivons chez Eimeria necatrix, mais sans relation apparente avec les centrioles. D'autre part, elle existe dans ce cas chez des germes infectieux

mûrs ou submatures, alors que nous ne l'avons observée que dans des stades précoces.

Cette bandelette dense pourrait représenter le matériel à partir duquel s'élaborent les fibres du conoïde, qui se synthétiserait au niveau de la base des centrioles. Cependant, il n'apparaît pas de contact immédiat entre cette formation et la paroi du conoïde, sauf peut-être aux stades initiaux, et les modalités exactes du développement de cet organite restent à préciser.

b, Certaines structures associées au conoïde peuvent être distinguées, parfois précocement, chez Eimeria necatrix, et ont déjà été décrites chez certains Sporozoaires.

Il s'agit d'abord des deux anneaux apicaux (pré-conoidal rings, SCHOLTYSECK et al 1970). Ces derniers auteurs considèrent ces formations comme deux anneaux denses superposés surmontant le conoïde. VIVIER et PETITPREZ (1972) montrent que chez le Toxoplasme, comme dans la plupart des autres germes infectieux de Sporozoaires, ces structures apparaissent surtout en coupe sagittale, font défaut dans les colorations négatives (il en est également ainsi chez Eimeria necatrix), et sont délicates à interpréter sur les coupes tangentielles de l'apex des mérozoïtes. Ils représentent alors ces anneaux apicaux sous la forme d'arrangements circulaires de granules denses, et non comme une formation continue. Nos observations chez Eimeria necatrix rappellent celles réalisées chez Toxoplasma et pourraient être interprétées de la même manière. Au cours de la genèse des germes, il semble que les anneaux soient concentriques et non superposés, et que dans la suite du développement le cercle intérieur s'accroisse et forme l'anneau le plus antérieur.

Une vésicule de 60 nm, au centre généralement occupé par un grain dense, est souvent présente à l'extrémité du mérozoïte d'Eimeria necatrix, entre les anneaux apicaux, et peut apparaître dès l'initiation des germes. Une vésicule similaire a été décrite chez certaines Coccidies : Eimeria bovis (SHEFFIELD et HAMMOND 1966), E. miayrii (ANDREASSEN et BEHNKE 1968), E. stiedae, E. perforans (SCHOLTYSECK et PIEKARSKI 1965, HELLER 1972), E. callospermophili (SCHOLTYSECK et al 1969).

Nous ne connaissons rien de son rôle, mais son apparition très précoce nous fait suggérer qu'elle pourrait être une des premières formations initiées, peut-être la première, autour de laquelle se centreraient les autres organites. Elle pourrait provenir d'une activité centriolaire, car on observe fréquemment des vésicules similaires auprès du diplosome, quand les mérozoïtes sont en cours d'évagination (Fig. 90, 91). Mais il se peut

également que cette vésicule apicale ne soit fonctionnelle que dans le germe mûr, et nous ne pouvons préciser son rôle. Chez Toxoplasma, VIVIER et PETITPREZ (1972) observent des vésicules alignées à l'intérieur du conoïde, qui proviendraient, selon ces auteurs, soit des rhoptries, soit d'une pinocytose, mais qui ne semblent pas pouvoir être homologuées à la vésicule apicale que nous décrivons.

Une troisième formation associée au conoïde est représentée par deux microtubules accolés s'étendant parallèlement à l'axe de l'organite sur toute sa hauteur. PORCHET-HENNERE et RICHARD (1971 a) les observent également chez les mérozoïtes d'Aggregata et les distinguent des pédoncules des rhoptries. Cette distinction est encore plus nette chez Eimeria necatrix, car ces tubules apparaissent précocement, bien avant que se pédiculisent les rhoptries. Cette formation pourrait correspondre aux baguettes axiales observées en coloration négative dans le conoïde de certaines Coccidies (RYLEY 1969, ROBERTS et HAMMOND 1970, DUBREMETZ 1971 a, et Fig. 5) et également présentes chez le Toxoplasme, sur les images de VIVIER et PETITPREZ (1972), mais dans ce dernier cas, la paire de microtubules n'apparaît pas en section transversale. Cette dernière est aussi visualisée, chez Eimeria necatrix, dans les coupes sagittales de germes en cours d'évagination (Fig. 91 a), et elle peut alors être rapprochée de la baguette dense observée entre les pédoncules des rhoptries chez le mérozoïte mûr (Fig. 7), comme chez certaines autres Eimeria (SHEFFIELD et HAMMOND 1966, COLLEY 1968, SENAUD et CERNÁ 1969). Nous ne savons rien de la signification de cette paire de microtubules, mais ferons cependant remarquer que la bandelette dense reliant la base des centrioles à l'intérieur du conoïde se termine généralement au contact de l'apex de cette formation et que des rapports fonctionnels existent peut-être entre elles.

5 - Les rhoptries

Ces organites en forme de massue (d'où leur nom de Rhoptries, SENAUD 1967), dont le pédoncule se termine dans le conoïde à proximité de la membrane cytoplasmique sont présents chez tous les germes infectieux de Sporozoaires (SCHOLTYSECK et MEHLHORN 1970, PORCHET-HENNERE et VIVIER 1971), et sont habituellement considérés comme sécréteurs d'enzymes protéolytiques utilisées lors de la pénétration dans la cellule hôte. Ce rôle hypothétique n'a toutefois pas reçu de confirmation définitive et reste discuté (VIVIER et PETITPREZ 1972).

L'origine des rhoptries est mal connue. Lorsque les germes s'individualisent, il apparaît des vésicules plus ou moins denses dans la

Figure F

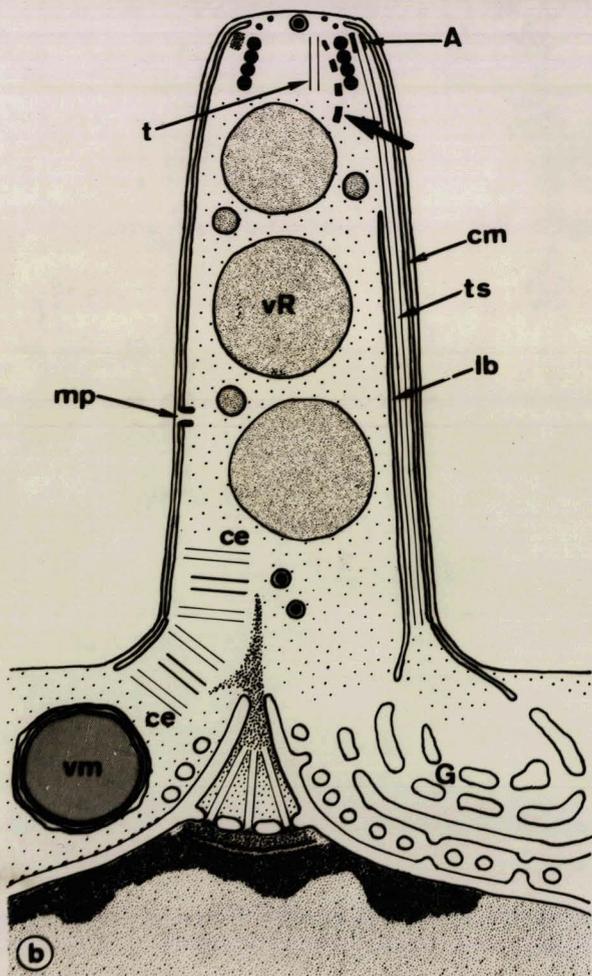
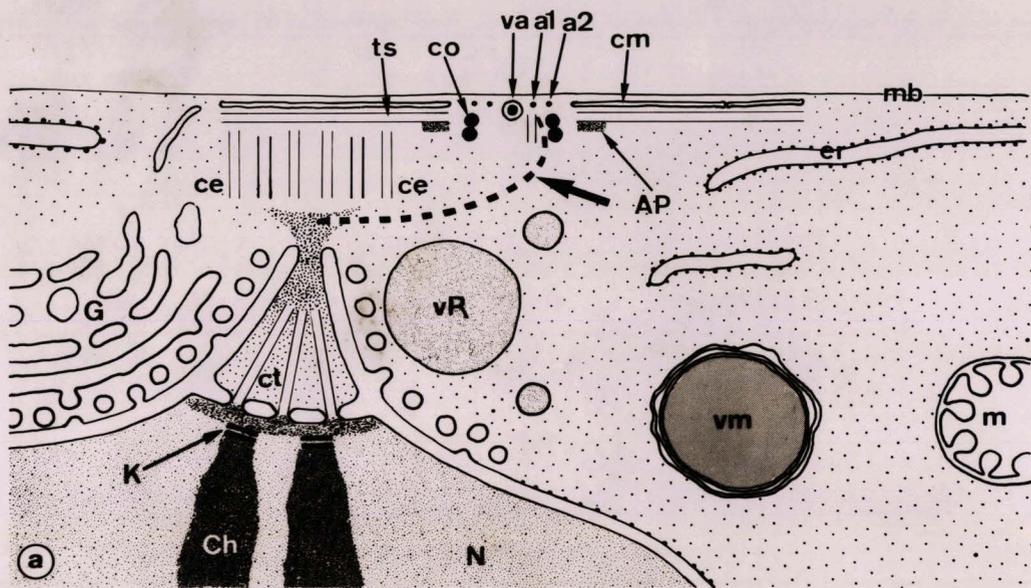
a, Apparition des ébauches du mérozoïte auprès du pôle d'un noyau (N) et contre la membrane plasmique du schizonte (mb). La formation dense qui joint la base des centrioles au conoïde n'est pas dans le plan du schéma et est représentée par un trait discontinu (flèche).

(a 1, a 2 : anneaux apicaux ; AP : anneau de structure périodique autour duquel rayonnent les microtubules sous pelliculaires ; Ch : chromosome ; ce : centriole ; cm : complexe membranaire interne ; co : conoïde ; ct : centrocone ; er : ergastoplasme ; G : dictyosome ; K : cinétochore ; m : mitochondrie ; ts : microtubule sous pelliculaire ; va : vésicule apicale ; vm : vacuole plurimembranaire ; vR : future rhoptrie).

b, Début du "perlage" d'un mérozoïte, avant la pénétration nucléaire. (Même légende que a, avec, en outre, A : anneau d'insertion des microtubules sous pelliculaires ; lb : lames bimembranaires représentant les extrémités libres des feuilletts du complexe membranaire interne ; mp : micropore ; t : paire de microtubules située dans le conoïde).

c, Reconstitution schématique de la disposition des feuilletts du complexe membranaire interne du mérozoïte en cours d'évagination dont une partie est glissée entre le plasmalemme et une paire de microtubules sous pelliculaires et dont l'extrémité libre ondule dans le cytoplasme.





région antérieure, qui se pédiculisent ensuite vers l'apex (PORCHET-HENNERE 1972 a). Seul HELLER (1972) pense que, chez Eimeria stiedai, elles se développent à partir de l'intérieur du conoïde vers le cytoplasme. PRENSIER (1971), chez la Grégarine Diplauxis hatti, suggère une origine golgienne pour ces organites. VIVIER et PETITPREZ (1972) évoquent également une relation entre ces deux formations chez Toxoplasma.

Nos observations sur Eimeria necatrix montrent que les vésicules denses préfigurant les rhoptries apparaissent dès les stades précoces de l'initiation des mérozoïtes à proximité du centrocyte, c'est-à-dire au voisinage du dictyosome. Une origine golgienne est ainsi suggérée pour ces organites, mais les modalités de leur genèse restent à préciser car nous n'avons pas observé de stade antérieur à une grosse vésicule de 0,4 - 0,5 μ . L'évolution du contenu des rhoptries au cours de la différenciation du germe est très nette : d'abord uniforme, il devient hétérogène et se condense par places, pour devenir enfin homogène et très osmiophile. Les divers aspects du contenu de ces organites avaient déjà été observés par ailleurs, et étaient considérés comme appartenant à des stades différents de leur évolution (SCHOLTYSECK et MEHLHORN 1970, VIVIER et PETITPREZ 1972). Cela est aisé à reconnaître dans le cas présent.

Le pédoncule semble commencer à se former sans direction précise, puis s'orienter vers l'apex de la cellule. Les mécanismes de ce développement restent à élucider.

Les rhoptries sont toujours décrites au nombre de deux chez Eimeria et Plasmodium (SCHOLTYSECK et MEHLHORN 1970). Nos images de mérozoïtes mûrs pourraient laisser penser qu'il en est ainsi également chez Eimeria necatrix (Fig. 7). Cependant, aucune coupe sériée de germe infectieux d'Eimeria n'a été réalisée à ce jour, qui permettrait de préciser ce nombre avec une absolue certitude ; le fait d'observer habituellement, chez le mérozoïte immature, trois vésicules préfigurant les rhoptries nous fait suggérer qu'elles pourraient se pédiculiser toutes trois, et persister ainsi dans le germe mûr.

6 - Organites cytoplasmiques

a - L'appareil de Golgi

Cet organite est souvent représenté, chez les germes infectieux de Sporozoaires, par un dictyosome situé à l'avant du noyau (PORCHET-HENNERE et VIVIER 1971). Il en est de même chez Eimeria necatrix. Il semble se former à partir de vésicules bourgeonnant à partir de l'enveloppe

nucléaire ou d'une lame d'ergastoplasme en relation avec cette enveloppe, comme PORCHET-HENNERE et RICHARD (1971 a) et VIVIER et PETITPREZ (1972) le décrivent respectivement chez Aggregata et Toxoplasma.

Au cours des divisions nucléaires, un dictyosome est souvent associé à chaque pôle du noyau, et il semble ainsi que la duplication du Golgi est associée à la mitose, comme cela est suggéré par SHEFFIELD et MELTON (1968) chez Toxoplasma, et apparaît chez certaines Eimeria (DANFORTH et HAMMOND 1972, KELLEY et HAMMOND 1972, SAMPSON et HAMMOND 1972). Aussi l'intégration du dictyosome dans le futur mérozoïte est une conséquence de sa dépendance envers l'apex du noyau.

Le rôle de l'appareil de Golgi dans la genèse de certains organites du germe (complexe membranaire, rhoptries, micronèmes) est probablement très important, mais reste à préciser.

b - Vacuoles plurimembranaires

Leur pénétration a souvent été observée dans les germes infectieux en cours d'individualisation (PORCHET-HENNERE 1972 a). Chez Plasmodium (AIKAWA 1971) un "corps sphérique" plurimembranaire^{est} enroulé autour d'une mitochondrie. D'après SHEFFIELD et MELTON (1968), chez le Toxoplasme, un "Golgi adjunct" se diviserait en même temps que le noyau pour être réparti dans les cellules filles.

Chez Eimeria necatrix, l'association avec les mitochondries n'est pas observée. Nous ne savons pas si ces formations, qui préexistent dans le schizonte immature se multiplient au cours des mitoses ; elles ne semblent d'ailleurs généralement pas situées à proximité des noyaux avant le début de la différenciation des germes. Nous constatons seulement cette proximité lors de l'initiation, puis l'intégration des vésicules plurimembranaires au début de la pénétration nucléaire. Leur nombre pourrait être de trois par mérozoïte, mais cela ne semble pas absolu, et nous ne savons pas si elles proviennent de la division d'une formation unique, ou si elles préexistent individuellement et sont attirées progressivement au voisinage du centrosôme lors de l'initiation. Une meilleure connaissance de la nature et du rôle de ces vacuoles énigmatiques est nécessaire pour mieux comprendre leur comportement. Le fait qu'elles soient intégrées dans les mérozoïtes suggère qu'il s'agit d'organites indispensables et non de quelconques vacuoles alimentaires.

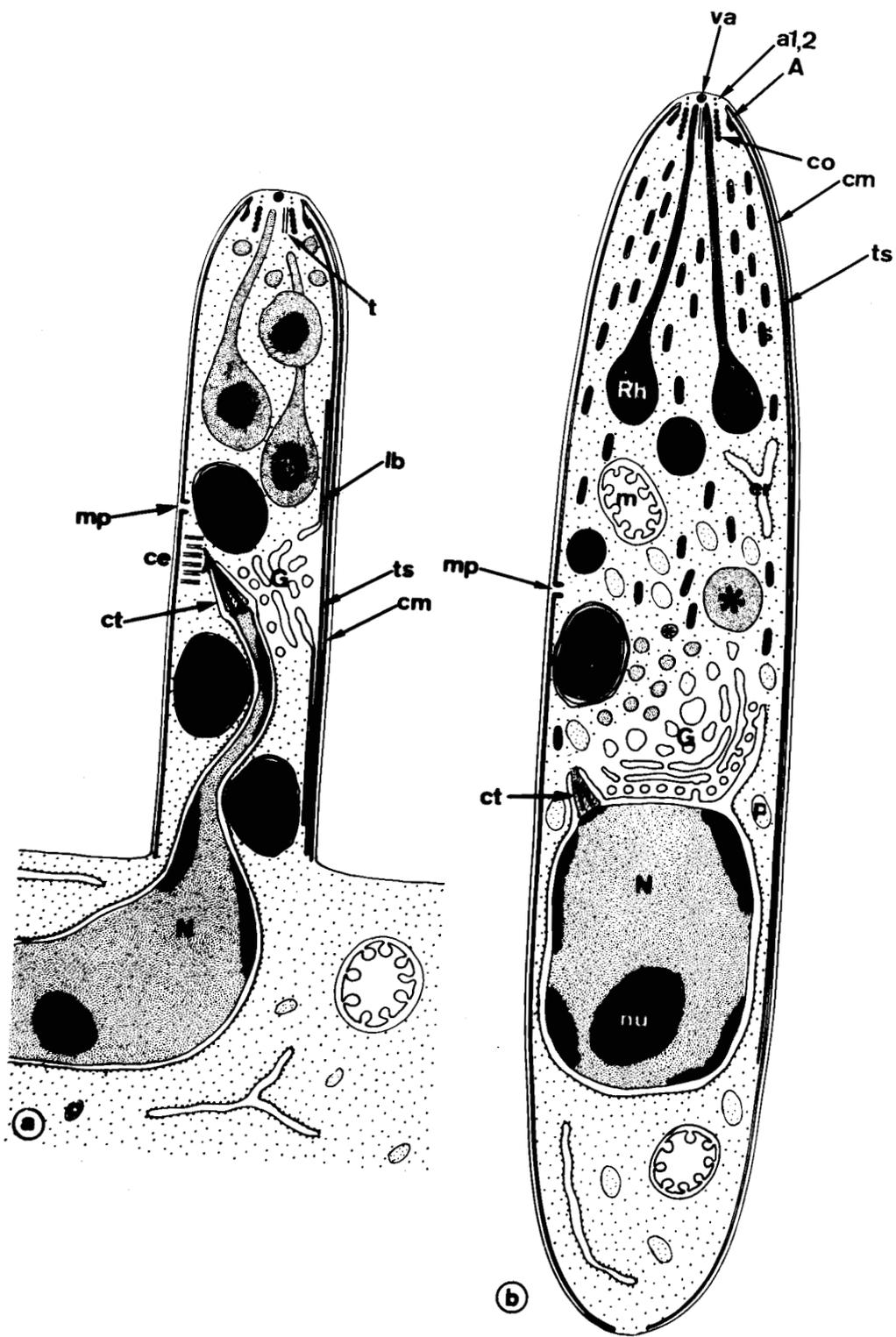
Figure G

a, Ebauche de mérozoïte lors de la pénétration nucléaire (la dernière mitose n'est pas terminée). Les rhoptries forment leur pédoncule.

b, Mérozoïte venant d'être libéré par pincement postérieur
Au niveau du dictyosome sont présentes de petites vésicules à contenu osmiophile (petit *) dont dérivent peut-être les micronèmes, et quelques vésicules de plus grande taille (grand *). Le centrocyte est encore présent à l'apex du noyau.

(Même légende que la figure F, avec, en outre, gd : granule dense ; nu : nucléole ; P : paraglycogène ; Rh : rhoptrie ; S : micronèmes).





BUS
LILLE

c - Mitochondries et ergastoplasme

La pénétration de ces formations dans les germes semble n'intervenir qu'après l'intégration nucléaire. Cependant, dans les mérozoïtes mûrs, elles existent aussi bien dans la région antérieure que derrière le noyau. Ces organites pourraient ainsi être d'abord englobés dans la région postérieure puis se répartir ensuite.

7 - Les micronèmes

Ce sont des organites denses en navette, qui sont décrits chez les germes infectieux de nombreux Sporozoaires, mais ont pu être confondus chez certaines espèces, et en particulier le Toxoplasme, avec les rhoptries (VIVIER et PETITPREZ 1972). Ils existent par contre en abondance chez beaucoup de Coccidiomorphes (SCHOLTYSECK et MEHLHORN 1970), où ils peuvent occuper la majeure partie du tiers antérieur du germe mûr, comme chez Eimeria necatrix.

Leur origine n'est pas connue, et leur apparition est rarement située mais semble généralement tardive au cours du développement des germes. Chez Eimeria stiedae, HELLER (1972) décrit une origine commune pour rhoptries et micronèmes qui proviendraient de l'allongement d'un organite unique apparaissant très tôt à l'intérieur du conoïde.

Nous avons vu plus haut que la formation des rhoptries chez Eimeria necatrix ne suit pas ce processus.

Nous pensons qu'il en est de même pour les micronèmes, qui apparaissent longtemps après les "paired organelles", et ne semblent pas représenter une structure ramifiée issue de l'apex de la cellule selon le schéma proposé par HELLER, mais des navettes bien individualisées de 200 x 60 nm environ. Nous les supposons plutôt issus de la transformation de petites vésicules denses arrondies naissant au niveau du dictyosome et qui pourraient ensuite s'allonger et migrer vers l'apex de la cellule. L'appareil de Golgi montre d'ailleurs à ce stade une grande activité, et il semble que ce soit là l'organite le plus à même d'engendrer la quantité importante de micronèmes présente chez le germe mûr.

La vérification de cette hypothèse nécessiterait une étude dynamique du phénomène, qui ne peut être réalisée par la simple observation ultrastructurale.

8 - Le paraglycogène

Cette inclusion polysaccharidique (Amylopectine, RYLEY et al 1969) semble présente chez tous les germes infectieux de Sporozoaires (PORCHET-HENNERE et VIVIER 1971), sauf chez les Hémosporidies et Piroplasmés.

L'apparition des grains de paraglycogène est très rarement signalée dans les études concernant l'élaboration des mérozoïtes. PORCHET-HENNERE et RICHARD (1971 a) observent de petits granules polysaccharidiques accolés aux mitochondries dans les schizozoïtes submatures d'Aggregata et supposent qu'il pourrait s'agir de grains de paraglycogène en formation. Ces auteurs remarquent en outre que le germe ne reçoit pas cette réserve du schizonte, mais doit la synthétiser lui-même, et il semble en être ainsi également chez Eimeria necatrix.

Le mode d'élaboration des grains de paraglycogène n'est d'ailleurs pas mieux élucidé dans les autres stades du cycle des Sporozoaires, et leur synthèse n'a pu être attribuée avec certitude à aucun organe cytoplasmique (SCHREVEL 1971).

Nous n'avons pas observé de relation entre les polysaccharides des mérozoïtes et les mitochondries chez Eimeria necatrix, et il semble que les grains de paraglycogène apparaissent çà et là dans le cytoplasme avant d'être ensuite rassemblés dans le tiers médian. Leur petite taille chez les germes immatures suggère qu'une croissance progressive des grains intervient au cours de leur genèse, ce qui est également supposé par SCHREVEL (1971).

RESUME ET CONCLUSION

RESUME ET CONCLUSION

Les observations ultrastructurales sur la schizogonie chez Eimeria necatrix soulignent la complexité de ce phénomène, très répandu chez les Sporozoaires et souvent étudié, mais encore bien mal connu. L'unité de structure des germes infectieux hautement différenciés de ce groupe de Protozoaires suggère l'existence d'une homologie dans les mécanismes qui leur donnent naissance. Aussi, les informations obtenues par l'analyse de cette reproduction asexuée chez une Eimeria dépassent le cadre des particularités biologiques spécifiques et sont à interpréter comme l'expression d'un processus général dont certains aspects doivent être communs à tous les Sporozoaires.

Nous avons pu distinguer, dans la schizogonie d'Eimeria necatrix, trois événements principaux :

1) - En premier lieu, la dédifférenciation du mérozoïte initial et la croissance du schizonte intracellulaire. Cette phase suppose un métabolisme intense et met en jeu des relations hôte - parasite dont certains aspects sont mis en évidence par l'étude morphologique (microplis, micropores), mais dont les modalités restent à élucider. Le développement de la Coccidie en cultures histiotypiques, associé à des techniques cytochimiques, autoradiographiques et biochimiques permettra d'aborder l'étude de son métabolisme. Le caractère intracellulaire du parasite accroît l'intérêt de ces investigations, mais représente également un obstacle important à la mise en oeuvre de certaines des techniques évoquées plus haut.

2) - Au cours de la croissance se déroulent des mitoses qui n'avaient encore jamais été décrites, à l'échelle ultrastructurale, chez les Coccidies. Il s'agit de "cryptomitoses" (HOLLANDE 1972) au cours desquelles un appareil fusorial composé de microtubules continus et de microtubules chromosomiaux, et aux pôles intracytoplasmiques, assure la ségrégation des chromatides selon un mécanisme classique. Le mode d'initiation du fuseau, sa scission tardive en hémifuseaux, la différenciation de centrocônes auprès desquels sont groupés les cinétochores des chromosomes, et le processus de séparation des noyaux fils sont, par contre, très originaux. Ces particularités distinguent les mitoses schizogoniques d'Eimeria necatrix des cryptomitoses à hémifuseaux et cryptorthomitoses définies par HOLLANDE. Nos résultats concordent toutefois étroitement avec les interprétations de cet auteur en ce qui concerne l'accélération des mitoses et sa conséquence principale qui

réside en la variation de la localisation des cinétochores au début de la division nucléaire.

Les modalités de duplication des centrioles et de genèse du manchon initial (sans doute issu de la transformation du centrocytème) restent à préciser, de même que les rapports contractés par les cinétochores avec les microtubules et les centrocytèmes. Le rôle des hémifuseaux et le mode de séparation des noyaux fils en l'absence de microtubules ne sont pas élucidés.

Le déroulement de ces caryocinèses non suivies de cytodierèse, et leur accélération supposée au cours de la croissance posent le problème du déterminisme des mitoses dans de tels plasmodes, très fréquents chez les Protistes. Une meilleure connaissance de ces processus, dont l'étude est abordée chez les Myxomycètes (SACHSENMAIER et al 1972), permettrait par exemple d'apprécier le rôle du cytoplasme dans le déclenchement des divisions nucléaires, et pourrait venir éclairer certains aspects du déterminisme de la mitose classique, encore inexplicé.

3) - Le troisième événement important de la schizogonie est la différenciation des mérozoïtes, qui est réalisée, chez Eimeria necatrix, par exogénèse, bien que ce processus souffre quelques variantes. Le conoïde et les microtubules sous pelliculaires, probablement induits par les centrioles, et le complexe membranaire et les rhoptries, qui semblent dériver du dictyosome, apparaissent précocement auprès du pôle d'un noyau qui subit une dernière mitose. La pénétration nucléaire et celle des vésicules plurimembranaires dans les évaginations préfigurant les mérozoïtes ont pu être suivies, de même que les modalités originales de développement du complexe membranaire interne. La formation tardive des micronèmes (peut-être issus du Golgi) et des grains de paraglycogène, rarement signalée, a été également décrite. Cette étude apporte ainsi des informations nouvelles quant à l'élaboration des organites du mérozoïte et montre que les centrioles et le dictyosome y participent activement. Cependant, les rôles respectifs de ces structures et du noyau dans cette organitogénèse doivent encore être précisés, de même que les modalités du déclenchement de la différenciation qui sont totalement inconnues.

Il apparaît ainsi clairement que l'analyse ultrastructurale de la schizogonie laisse en suspens de nombreuses questions que l'étude morphologique seule ne peut résoudre. Celle-ci constitue cependant une base indispensable pour en aborder l'étude dynamique. Elle montre que ce phénomène rassemble dans une même cellule des mécanismes biologiques fondamentaux

tels que mitose, organitogenèse, différenciation, métabolisme parasitaire, et il s'avère ainsi une fois de plus que les Sporozoaires, souvent délaissés, constituent un matériel de choix, non seulement pour la cytologie générale, mais encore pour le progrès de nos connaissances sur le fonctionnement cellulaire.

BIBLIOGRAPHIE

- AIKAWA M., 1966. - The fine structure of Erythrocytic stages of three avian malarial parasites, Plasmodium fallax, P. lophurae and P. cathemerium. Amer. J. Trop. Med. Hyg., 15, 449-471.
- AIKAWA M., 1971. - Plasmodium : the fine structure of malarial parasites. Exp. Parasitol., 30, 284-320.
- AIKAWA M. et HEPLER P. K., HUFF C. G., SPRINZ H., 1966. - The feeding mechanism of avian malarial parasites. J. Cell Biol., 28, 355-373.
- AIKAWA M., HUFF C. G. et STROME C. P. A., 1970. - Morphological study of Microgametogenesis of Leucocytozoon simondi. J. Ultrastruct. Res., 32, 43-68.
- AIST J. R. et WILLIAMS P. H., 1972. - Ultrastructure and time course of mitosis in the fungus Fusarium oxysporum. J. Cell Biol., 55, 368-389.
- ALLEN R. D., 1969. - The morphogenesis of basal bodies and accessory structures of the cortex of the ciliated Protozoan Tetrahymena pyriformis. J. Cell Biol., 40, 716-733.
- ANDERSON R. G. W. et BRENNER R. M., 1971. - The formation of basal bodies (centrioles) in the Rhesus monkey oviduct. J. Cell Biol., 50, 10-34.
- ANDREASSEN J. et BEHNKE O., 1968. - Fine structure of merozoites of a rat Coccidian Eimeria miyairii with a comparison of the fine structure of other Sporozoa. J. Parasitol., 54, 150-163.
- BAJER A., 1968. - Chromosome movement and fine structure of the mitotic spindle. In "Aspects of Cell Motility" (22e Symp. Soc. Exp. Biol.), H. MILLER éd., Cambridge University Press, 285-310.

- BAJER A. et MOLE BAJER J., 1969. - Formation of spindle fibers, kinetochore orientation and behavior of the nuclear envelope during mitosis in endosperm.
Chromosoma, 27, 448-484.
- BELAR K., 1926. - Zur Cytologie von Aggregata eberthi (Bemerkungen zu der arbeit" The life history and chromosome cycle of Aggregata eberthi" von C. C. DOBELL).
Arch. Protistenk., 53, 312-325.
- BRADBURY P. C. et TRAGER W., 1968. - The fine structure of microgametogenesis in Haemoproteus columbae KRUSE.
J. Protozool., 15, 700-712.
- BRINKLEY B. R. et CARTWRIGHT J., 1971. - Ultrastructural analysis of mitotic spindle elongation in mammalian cell in vitro. Direct microtubule counts.
J. Cell Biol., 50, 416-431.
- BRINKLEY B. R. et STUBBLEFIELD E., 1970. - Ultrastructure and interaction of the kinetochore and centriole in mitosis and meiosis.
In "Advances in Cell Biology", D. M. PRESCOTT, L. GOLDSTEIN et E. McCONKEY, éd., Appleton Century Crofts, NewYork, 1, 119-185.
- CACHON J. et CACHON M., 1970. - Ultrastructure des Amoebophoridae (Péridiniens duboscquodiniada). II. Systèmes atractophoriens et microtubulaires ; leur intervention dans la mitose.
Protistologica, 6, 57-70.
- CESANA D., 1971. - Le mécanisme de la mitose gamogonique chez le Foraminifère Iridia lucida.
C. R. Acad. Sci. Paris, Ser. D, 272, 3057-3060.
- CHEISSIN E. M., 1965. - Electron microscopic study of microgametogenesis in two species of Coccidia from rabbit (Eimeria magna and E. intestinalis).
Acta Protozool., 3, 216-224.

- CHEISSIN E. M., 1967. - A finding of the centriole at electron microscope studies of merozoites of Eimeria intestinalis. (en russe).
Citologiya, 9, 1411-1413.
- COLLEY F. C., 1968. - Fine structure of schizont and merozoites of Eimeria nielschulzi.
J. Protozool., 15, 374-382.
- COLLEY F. C. et ZAMAN V., 1970. - Observations on the endogenous stages of Toxoplasma gondii in the cat ileum.
II. Electron microscope study.
S. Asian. J. Trop. Med. Pub. Health, 1, 465-480.
- COMINGS D. E. et OKADA T. A., 1970. - Association of chromatin fibers with the annuli of the nuclear membrane.
Expt. Cell Res., 62, 293-302.
- COMINGS D. E. et OKADA T. A., 1971. - Fine structure of kinetochore in Indian muntjac.
Expt. Cell Res., 67, 97-110.
- DANFORTH H. D. et HAMMOND D. M., 1972. - Stages of merogony in multinucleate merozoites of Eimeria magna PERARD 1925.
J. Protozool., 19, 454-457.
- DAVIES S. F. M., 1956. - Intestinal coccidiosis in chicken caused by Eimeria necatrix.
Vet. Rec., 68, 853-857.
- DE HARVEN E., 1968. - The centriole and the mitotic spindle.
In "The Nucleus", A. J. DALTON et F. HAGUENAU F. éd., Academic Press, New York, 197-227.
- DESPORTES I., 1970. - Ultrastructure des Grégarines du genre Stylocephalus ; la phase enkystée.
Ann. Sci. Nat. Zool., 12e Ser., 12, 73-170.

- DESSER S. S., 1972. - The fine structure of Leucocytozoon simondi.
V. The Oocyst.
Canad. J. Zool., 50, 707-712.
- DIPPEL R. V., 1968. - The development of basal bodies in Paramecium.
Proc. Nat. Acad. Sci. U. S. A., 61, 461-468.
- DOBELL C., 1925. - The life history and chromosome cycle of Aggregata eberthi
(Protozoa, Sporozoa, Coccidia).
Parasitology, 17, 1-136.
- DUBREMETZ J. F., 1970. - Contribution à l'étude cytologique et ultrastructurale d'Eimeria necatrix Johnson 1930 (Coccidiomorpha, Eimeriidea), parasite du poulet domestique (Gallus gallus L.).
D. E. A., Lille, Décembre 1970.
- DUBREMETZ J. F., 1971 a. - Le conoïde et les microtubules sous pelliculaires du mérozoïte d'Eimeria necatrix (Sporozoaire, Coccidiomorphe). Etude au microscope électronique.
C. R. Acad. Sci. Paris, Ser. D., 272, 600-603.
- DUBREMETZ J. F., 1971 b. - L'ultrastructure du centriole et du centrocône chez la Coccidie Eimeria necatrix ; étude au cours de la schizogonie.
J. Microscopie, 12, 453-458.
- DUBREMETZ J. F. et VIVIER E., 1971. - Etude ultrastructurale du centriole et du centrocône chez les Coccidies Eimeria et Toxoplasma.
1st European Multicolloquy of Parasitology, Rennes.
- FAURE-FREMIET E., 1970. - Microtubules et mécanismes morphopôistiques.
Ann. Biol., 9, 1-61.
- GACHET J. et THIERY J. P., 1964. - Application de la méthode de tirage photographique avec rotations et translations à l'étude de macromolécules et de structures biologiques.
J. Microscopie, 3, 253-268.

- GARNHAM P. C. C., BIRD R. G., BAKER J. R., DESSER S. S. et EL NAHAL H. M. S., 1969. - Electron microscope studies on motile stages of malaria parasites VI. - The ookinete of Plasmodium berghei yoelii and its transformation in the early oocyst.
Trans. Roy. Soc. Trop. Med. Hyg., 63, 187-194.
- GRASSE P. P., 1953. - Traité de Zoologie, T. 1, fasc. 1 et 2, Masson, Paris.
- GRELL K. G., 1964. - The Protozoan nucleus. In "The Cell", J. BRACHET et A. E. MIRSKY éd., Academic Press, New York, 6, 1-80.
- HAMMOND D. M., 1971. - The development and ecology of Coccidia and related intracellular parasites.
Utah Agr. Exp. Stat., Paper 997.
- HAMMOND D. M., SCHOLTYSECK E. et CHOBOTAR B., 1967. - Fine structures associated with nutrition of the intracellular parasite Eimeria auburnensis.
J. Protozool., 14, 678-683.
- HAMMOND D. M., SCHOLTYSECK E. et CHOBOTAR B., 1969. - Fine structural study of the microgametogenesis of Eimeria auburnensis.
Z. Parasitenk., 33, 65-84.
- HELLER G., 1972. - Elektronenmikroskopische untersuchung zur bildung und struktur von conoid, rhoptrien und mikronemen bei Eimeria stiedae (Sporozoa - Coccidia).
Protistologica, 8, 43-51.
- HELLER G. et SCHOLTYSECK. E., 1971. - Feinstrukturuntersuchungen zur merozoitenbildung bei Eimeria stiedae (Sporozoa, Coccidia).
Protistologica, 7, 451-460.
- HILDEBRAND H. F., 1972. - Contribution à l'étude de l'ultrastructure et du mécanisme de la contraction de la Grégarine Didymophyes gigantea STEIN, parasite intestinal de la larve du Scarabeide Oryctes nasicornis L.
Thèse 3e Cycle, Lille.

- HOLLANDE A., 1972. - Le déroulement de la cryptomitose et les modalités de la ségrégation des chromatides dans quelques groupes de Protozoaires. Ann. Biol., 11, 427-466.
- HOLLANDE A., CACHON J. et CACHON M., 1969. - La dinomitose atractophorienne chez les Radiolaires Thalanophysidae. Son homologie avec la mitose des Foraminifères et celles des Levures. C. R. Acad. Sci. Paris, Ser. D, 269, 179-182.
- HOLLANDE A. et CARRUETTE-VALENTIN J., 1970. - Interprétation générale des structures rostrales des Hypermastigines et modalités de la pleuromitose chez les Flagellés du genre Trichonympha. C. R. Acad. Sci. Paris, Ser. D, 270, 1476-1479.
- HOLLANDE A. et CARRUETTE-VALENTIN J., 1972. - Le problème du centrosome et la cryptopluromitose atractophorienne chez Lophomonas striata. Protistologica, 8, 267-78.
- HOLLANDE A. et ENJUMET M., 1953. - Contribution à l'étude biologique des Sphaerocollides (Radiolaires collodaires et Radiolaires polycyttaires) et de leurs parasites. Ann. Sci. Nat. Zool., 11e Ser., 15, 99-183.
- HOLLANDE A. et VALENTIN J., 1968. - Infrastructure des centromères et déroulement de la pleuromitose chez les Hypermastigines. C. R. Acad. Sci. Paris, Ser. D, 266, 367-370.
- HOWELLS R. E. et DAVIES E. E., 1971. - Nuclear division in the Oocyst of Plasmodium berghei. Ann. Trop. Med. Parasitol., 65, 451-460.
- INABA F. et KUDO N., 1972. - Electron microscopy of nuclear events during binary fission in Paramecium multimicronucleatum. J. Protozool., 19, 57-63.
- INOUE S., 1964. - Organization and function of the mitotic spindle. In "Primitive motile systems in Cell Biology", R. D. ALLEN et N. KAMIYA, éd., Academic Press, New York, 549-598.

- JENKINS R. A., 1967. - Fine structure of division in ciliate Protozoa.
I. Micronuclear mitosis in Blepharisma.
J. Cell Biol., 34, 463-481.
- JOHNSON U. G. et PORTER K. R., 1968. - Fine structure of cell division in
Chlamydomonas reinhardi. Basal bodies and microtubules.
J. Cell Biol., 38, 403-425.
- JOKELAINEN P. T., 1967. - The ultrastructure and spatial organization of the
metaphase kinetochore in mitotic rat cells.
J. Ultrastruct. Res., 19, 19-44.
- KELLEY G. L. et HAMMOND D. M., 1972. - Fine structural aspects of early
development of Eimeria ninakohlyakimovae in cultured cells.
Z. Parasitenk., 38, 271-284.
- KEPKA O. et SCHOLTYSECK E., 1970. - Weitere untersuchungen der Feinstruktur
von Frenkelia sp. (M. organisms, Sporozoa).
Protistologica, 6, 249-266.
- KRISHAN A. et BUCK R. C., 1965. - Structure of the mitotic spindle in L
strain fibroblasts.
J. Cell Biol., 24, 433-444.
- KUBAI D. F. et RIS H., 1969. - Division in the dinoflagellate Gyrodinium
cohnii (SCHILLER). A new type of nuclear reproduction.
J. Cell Biol., 40, 508-528.
- LAMBERT A. M., 1970. - Stades préparatoires à la rupture de l'enveloppe
nucléaire en début de Méiose chez la Mousse Mnium hornum L.
7e Cong. Int. Microsc. Electron. Grenoble 1970, P. FAVARD, éd., Soc.
Franc. Microsc. Electron., Paris, 3, 277.
- LEGER L. et DUBOSCQ O., 1908. - L'évolution schizogonique de l'Aggregata
(Eucoccidium) eberthi (LABBE).
Arch. Protistenk., 12, 44-108.

- LOVLIE A. et BRATEN T., 1970. - On mitosis in the multinuclear alga
Ulva mutabilis FOYN.
J. Cell Sci., 6, 109-129.
- MARCHANT H. J. et PICKETT-HEAPS J. D., 1970. - Ultrastructure and differentiation of Hydrodictyon reticulatum.
I. Mitosis in the coenobium.
Aust. J. Biol. Sci., 23, 1173-1186.
- Mc CULLY E. K. et ROBINOW C. F., 1971. - Mitosis in the fission yeast
Schizosaccharomyces pombe : a comparative study with light and electron
microscopy.
J. Cell Sci., 9, 475-508.
- McINTOSH J. R. et LANDIS S. C., 1971. - The distribution of spindle microtubules during mitosis in cultured human cells.
J. Cell Biol., 49, 468-497.
- Mc LAREN D. J., 1969. - Observation on the fine structural changes associated with schizogony and gametogony in Eimeria tenella.
Parasitology, 59, 563-574.
- McLAUGHLIN D. J., 1971. - Centrosomes and microtubules during meiosis in the mushroom Boletus rubinellus.
J. Cell Biol., 50, 737-745.
- MEHLHORN H., SENAUD J. et SCHOLTYSECK E., 1972. - Sur l'ultrastructure des organites liés à la division nucléaire chez les Coccidies Eimeria falciiformis (EIMER 1870), et Eimeria maxima (TYZZER 1929), au cours de la schizogonie et de la microgamétogenèse.
C. R. Acad. Sci. Paris, Ser. D, 275, 835-837.
- MOENS P. B. et RAPPORT E., 1971. - Spindle, spindle plaques, and meiosis in the yeast Saccharomyces cerevisiae (HANSEN).
J. Cell Biol., 50, 344-361.
- NABIH A., 1938. - Studien über die Gattung Klossia und Beschreibung des Lebenszyklus von Klossia loosii (nov. sp.).
Arch. Protistenk., 91, 474-515.

- NAVILLE A., 1925. - Recherches sur le cycle sporogonique des Aggregata.
Rev. Suisse Zool., 32 (fasc. 14), 125-179.
- NAVILLE A., 1927. - Recherches sur le cycle évolutif et chromosomique de
Klossia helicina (A. SCHNEIDER).
Arch. Protistenk., 57, 427-474.
- PERKINS F. O., 1968. - Fine structure of the Oyster pathogen Minchinia nelsoni
(Haplosporidia, Haplosporidiidae).
J. Invertebr. Pathol., 10, 287-307.
- PICKETT-HEAPS J. D., 1970. - Mitosis and autospore formation in the green
alga Kirchneriella lunaris.
Protoplasma, 70, 325-347.
- PICKETT-HEAPS J. D., 1971. - The autonomy of the centriole : fact or fallacy.
Cytobios, 3, 205-215.
- PORCHET-HENNERE E., 1969. - Observations sur la cytologie, l'ultrastructure
et la physiologie de quelques Coccidies parasites d'Annélides polychètes.
Thèse de Doctorat ès Sciences Naturelles, Lille.
- PORCHET-HENNERE E., 1971. - La fécondation et la sporogénèse chez la Coccidie
Coelotropha durchoni.
Z. Parasitenk., 37, 94-125.
- PORCHET-HENNERE E., 1972 a. - Considérations générales sur les processus de
schizogonie chez les Sporozoaires à la lumière des données de la
microscopie électronique.
Ann. Biol. 11, 413-426.
- PORCHET-HENNERE E., 1972 b. - Observations en microscopie photonique et
électronique sur la sporogénèse de Dehornia sthenelais (n. gen., sp. n.)
Sporozoaire parasite de l'Annélide polychète Sthenelais boa (Aphroditidés)
Protistologica, 8, 245-256.
- PORCHET-HENNERE E. et RICHARD A., 1971 a. - La schizogonie chez Aggregata
eberthi. Etude en microscopie électronique.
Protistologica, 7, 227-260.

- PORCHET-HENNERE E. et RICHARD A., 1971 b. - La sporogénèse chez la Coccidie Aggregata eberthi. Etude en microscopie électronique.
J. Protozool., 18, 614-629.
- PORCHET-HENNERE E. et VIVIER E., 1971. - Ultrastructure comparée des germes infectieux (sporozoïtes, mérozoïtes, schizozoïtes, endozoïtes, etc...) chez les Sporozoaires.
Ann. Biol., 10, 77-114.
- PRENSIER G., 1970 a. - Premières observations ultrastructurales sur la formation des sporozoïtes à partir du sporoblaste chez Diplauxis hattii.
C. R. Acad. Sci. Paris, Ser. D, 270, 100-103.
- PRENSIER G., 1970 b. - Structure de la paroi du sporoblaste et origine du complexe membranaire interne du sporozoïte de Diplauxis hattii (Grégarine monocystidée) démontrées par la microscopie électronique.
C. R. Acad. Sci. Paris, Ser. D, 271, 2329-2331.
- PRENSIER G., 1971. - Voir p. XVII.
- PRENSIER G., 1973. - Modalités de la division métagamique chez Diplauxis hattii (Grégarine monocystidée). Etude ultrastructurale.
J. Microscopie (sous presse).
- REGER J. F., 1967. - The fine structure of the Gregarine Pyxinoides balani Parasitic in the Barnacle Balanus tintinnabulum.
J. Protozool., 14, 488-497.
- ROBERTS W. L. et HAMMOND D. M., 1970. - Ultrastructural and cytologic studies of the sporozoïte of four Eimeria species.
J. Protozool., 17, 76-86.
- ROBERTS W. L., HAMMOND D. M., ANDERSON L. et SPEER C. A., 1970 a. - Ultrastructural study of schizogony in Eimeria callospermophili.
J. Protozool., 17, 584-592.
- ROBERTS W. L., HAMMOND D. M. et SPEER C. A., 1970 b. - Ultrastructural study of the intra-and extracellular sporozoïtes of Eimeria callospermophili.
J. Parasitol., 56, 905-917.

- ROBINOW C. F. et MARAK J., 1966. - A fiber apparatus in the nucleus of the yeast cell.
J. Cell Biol., 29, 129-151.
- ROSS A., 1968. - The substructure of centriole subfibers.
J. Ultrastruct. Res., 23, 537-539.
- RYLEY J. F., 1969. - Ultrastructural studies on the sporozoite of Eimeria tenella.
Parasitology, 59, 67-72.
- RYLEY J. F., BENTLEY M., MANNERS D. J. et STARK J. R., 1969. - Amylopectin, the storage polysaccharide of the Coccidia Eimeria brunetti and E. tenella
J. Parasitol., 55, 839-845.
- RYTER A., 1968. - Association of the nucleus and the membrane of bacteria ; a morphological study.
Bacteriol. Rev., 32, 39-54.
- SACHSENMAIER W., REMY U. et PLATTNER-SCHOBEL R., 1972. - Initiation of synchronous mitosis in Physarum polycephalum.
A. Model of the Control of cell division in Eukariots.
Expt. Cell Res., 73, 41-48.
- SAKAI A. et SHIGENAGA M., 1972. - Electron microscopy of Dividing cells. IV. Behavior of spindle microtubules during Nuclear division in the Plasmodium of the Myxomycete Physarum polycephalum.
Chromosoma, 37, 101-116.
- SAMPSON J. R. et HAMMOND D. M., 1971. - Ingestion of Host cell cytoplasm by micropores in Eimeria alabamensis.
J. Parasitol., 57, 1133-1134.
- SAMPSON J. R. et HAMMOND D. M., 1972. - Fine structural aspect of development of Eimeria alabamensis Schizonts in cell cultures.
J. Parasitol., 58, 311-322.

- SCALZI H. A. et BAHR G. F., 1968. - An electron microscope examination of erythrocytic stages of two rodent malarial parasites, Plasmodium chabaudii and P. vinckei.
J. Ultrastruct. Res., 24, 116-133.
- SCHMIDT K., JOHNSTON M. P. L. et STEHBENS W. E., 1967. - Fine structure of the schizont and merozoites of Isospora sp. parasitic in Gehyra variegata (Gekkonidae).
J. Protozool., 14, 602-608.
- SCHOLTYSECK E., 1965. - Elektronenmikroskopische untersuchungen über die schizogonie bei Coccidien (Eimeria perforans und E. stiedae).
Z. Parasitenk., 26, 50-62.
- SCHOLTYSECK E. et MEHLHORN H., 1970. - Ultrastructural study characteristic organelles (Paired organelles, Micronemes, Micropores) of Sporozoa and related Organisms.
Z. Parasitenk., 34, 97-127.
- SCHOLTYSECK E., MEHLHORN H. et HAMMOND D. M., 1972. - Electron microscope studies of Microgametogenesis in Coccidia and related groups.
Z. Parasitenk., 38, 95-131.
- SCHOLTYSECK E., MEHLHORN H. et FRIEDHOFF K., 1970. - The fine structure of the conoid of Sporozoa and Related Organisms.
Z. Parasitenk., 34, 68-94.
- SCHOLTYSECK E., MEHLHORN H. et HABERKORN A., 1971. - Die Feinstruktur der Makrogameten des Mäusecoccids Eimeria falciformis.
Z. Parasitenk., 37, 44-54.
- SCHOLTYSECK E. et PIEKARSKI G., 1965. - Elektronenmikroskopische untersuchungen an merozoiten von Eimerien (Eimeria perforans, E. stiedae) und Toxoplasma gondii.
Z. Parasitenk., 26, 91-115.
- SCHREVEL J., 1971 a. - Les polysaccharides de réserve chez les Sporozoaires.
Ann. Biol., 10, 31-52.

- SCHREVEL J., 1971 b. - Observations biologiques et ultrastructurales sur les Selenidiidae et leurs conséquences sur la systématique des Grégarinomorphes.
J. Protozool., 18, 448-470.
- SCHWAB D., 1972. - Electron microscopic studies on the Foraminifer Allogromia laticollaris ARNOLD. Mitosis in agamonts.
Protoplasma, 75, 79-90.
- SCORZA J. V., 1972. - Morphological and cytochemical observations on the phagotrophy of Plasmodium (Sauramoeba) tropiduri and two other species of Malaria parasites.
Rev. Inst. Med. Trop. Sao Paulo, 14, 97-105.
- SENAUD J., 1967. - Contribution à l'étude des Sarcosporidies et des Toxoplasmes.
Protistologica, 3, 167-232.
- SENAUD J. et CERNA Z., 1968. - Etude en microscopie électronique des mérozoïtes et de la mérogonie chez Eimeria pragensis (CERNA et SENAUD 1968), Coccidie parasite de l'intestin de la souris (Mus musculus).
Ann. Sta. Biol. Besse en Chandesse, 3, 221-241.
- SENAUD J. et CERNA Z., 1969. - Etude ultrastructurale des mérozoïtes et de la schizogonie des Coccidies (Eimeriina) : Eimeria magna (PERARD 1925) de l'intestin des lapins, et Eimeria tenella (RAILLET et LUCET 1891) des coecums des poulets.
J. Protozool., 16, 155-165.
- SENAUD J. et CERNA Z., 1970. - La microgamétogenèse chez Eimeria pragensis (CERNA et SENAUD 1968) (Sporozoa, Telosporea, Coccidia, Eimeriina), parasite de l'intestin de la souris : étude au microscope électronique.
Protistologica, 6, 5-20.
- SHEFFIELD H. G., 1966. - Electron microscope study of the proliferation form of Besnoitia jellisoni.
J. Parasitol., 52, 583-594.
- SHEFFIELD H. G., 1970. - Schizogony in Toxoplasma gondii : an electron microscope study.
Proc. Helminth. Soc. Washington, 37, 237-242.

- SHEFFIELD H. G. et HAMMOND D. M., 1966. - Fine structure of first generation merozoites of Eimeria bovis.
J. Parasitol., 52, 595-606.
- SHEFFIELD H. G. et HAMMOND D. M., 1967. - Electron microscope observations on the development of first generation merozoites of Eimeria bovis.
J. Parasitol., 53, 831-840.
- SHEFFIELD H. G. et MELTON M. L., 1968. - The fine structure and reproduction of Toxoplasma gondii.
J. Parasitol., 54, 209-226.
- SNIGIREVSKAYA E. S., 1969. - Electron microscopic study of the schizogony process in Eimeria intestinalis (en russe).
Acta Protozool., 7, 57-67.
- SOMMER J. R. et BLUM J. J., 1965. - Cell division in Astasia longa.
Expt. Cell Res., 39, 504-527.
- SOYER M. O., 1969. - Rapports existant entre chromosome et membrane nucléaire chez un Dinoflagellé parasite du genre Blastodinium CHATTON.
C. R. Acad. Sci. Paris, Ser. D, 268, 2082-2084.
- STERLING C. R., 1972. - Ultrastructural study of gametocytes and gametogenesis of Haemoproteus metchnikovi.
J. Protozool., 19, 69-76.
- STROUT R. G. et SCHOLTYSECK E., 1970. - The Ultrastructure of first generation development of Eimeria tenella (RAILLET et LUCET 1891) FANTHAM 1909 in cell cultures.
Z. Parasitenk., 35, 87-96.
- STUBBLEFIELD E. et BRINKLEY B. R., 1967. - Architecture and function of the mammalian centriole.
In "Formation and Fate of Cell Organelles", K. B. WARREN, éd., Academic Press, New York, 175-218.
- TERZAKIS J. A., 1968. - Uranyl acetate, a stain and a fixative.
J. Ultrastruct. Res., 22, 168-184.

- TERZAKIS J. A., 1971. - Transformation of the Plasmodium cynomolgi oocyst.
J. Protozool., 18, 62-72.
- THIERY J. P., 1967. - Mise en évidence des polysaccharides sur coupes ultra-
fines en microscopie électronique.
J. Microscopie, 6, 987-1018.
- TUCKER J. B., 1969. - Changes in nuclear structure during the binary fission
in the Ciliate Nassula.
J. Cell Sci., 2, 481-498.
- TYZZER E. E., THEILER H. et JONES E. E., 1932. - Coccidiosis in gallinaceous
birds. II - A comparative study of species of Eimeria of the chicken.
Amer. J. Hyg., 15, 319-393.
- VANDENBERG J., RHODIN J. et YOELI M., 1967. - Electron microscopic and
histochemical studies of sporozoite formation in Plasmodium berghei.
J. Protozool., 14, 82-103.
- VAN DOORNINCK W. M. et BECKER E. R., 1957. - Transport of sporozoites of
Eimeria necatrix in macrophages.
J. Parasitol., 43, 40-43.
- VICKERMAN K. et PRESTON J. M., 1970. - Spindle microtubules in the dividing
nuclei of Trypanosomes.
J. Cell Sci., 6, 365-383.
- VINCKIER D., DEVAUCHELLE G. et PRENSIER G., 1971. - Etude ultrastructurale
du développement de la Microsporidie Nosema vivieri (V, D et P 1970)
Protistologica, 7, 273-288.
- VIVIER E., 1965. - Présence de microtubules intranucléaires chez
Metchnikovella hovassei VIVIER.
J. Microscopie, 4, 559-562.
- VIVIER E., 1970. - Observations nouvelles sur la reproduction asexuée de
Toxoplasma gondii et considérations sur la notion d'endogenèse.
C. R. Acad. Sci. Paris, Ser. D, 271, 2123-2127.

- VIVIER E., 1972. - Examen critique de quelques problèmes relatifs à la morphologie du conoïde. Etude sur Toxoplasma.
J. Protozool., 19 (Suppl.), 74.
- VIVIER E., DEVAUCHELLE G., PETITPREZ A., PORCHET-HENNERE E., PRENSIER G., SCHREVEL J. et VINCKIER D., 1970. - Observations de cytologie comparée chez les Sporozoaires.
I. - Les structures superficielles chez les formes végétatives.
Protistologica, 6, 127-147.
- VIVIER E. et PETITPREZ A., 1969. - Le complexe membranaire superficiel et son évolution lors de l'élaboration des individus fils chez Toxoplasma gondii.
J. Cell Biol., 43, 329-342.
- VIVIER E. et PETITPREZ A., 1972. - Données ultrastructurales complémentaires, morphologiques et cytochimiques sur Toxoplasma gondii.
Protistologica, 8, 199-222.
- VIVIER E., PETITPREZ A. et LANDAU I., 1972. - Observations ultrastructurales sur la sporoblastogenèse de l'hémogrégarine, Hepatozoon domerguei (Coccidie Adeleidae).
Protistologica (sous presse).
- VAN DER ZYPEN E. et PIEKARSKI G., 1967. - Die endodyogenie bei Toxoplasma gondii. Eine morphologische analyse.
Z. Parasitenk., 29, 15-35.
- WEIDNER E., 1970. - Ultrastructural study of Microsporidian development.
I. Nosema sp. SPRAGUE 1965, in Callinectes sapidus ROTHBURN.
Z. Zellforsch. Mikrosk. Anat., 105, 33-54.
- YOUSSEF N. N., 1971. - The fine structure of the developmental stages of the Microsporidian Nosema apis ZANDER.
Tissue & Cell, 3, 281-292.

ZICKLER D., 1970. - Division spindle and centrosomal plaques during mitosis and meiosis in some Ascomycetes.

Chromosoma, 30, 287-304.

ZICKLER D., 1971. - Déroutement des mitoses dans les filaments en croissance de quelques Ascomycètes.

C. R. Acad. Sci. Paris, Ser. D, 273, 1687-1689.

- PRENSIER G., 1971. - Contribution à l'étude ultrastructurale des différents stades du cycle de Diplauxis hatti (Grégarine monocystidée) parasite de Perinereis cultrifera GRUBE.

Thèse 3e cycle, Lille.

UNIVERSITE DES SCIENCES ET TECHNIQUES DE LILLE
LABORATOIRE DE BIOLOGIE ANIMALE

THESE DE TROISIEME CYCLE
(Biologie cellulaire)

Jean-François DUBREMETZ

ETUDE ULTRASTRUCTURALE DES MITOSES ET DE L'ORGANITOGENESE AU COURS
DE LA SCHIZOGONIE CHEZ LA COCCIDIE EIMERIA NECATRIX, SPOROZOAIRE
PARASITE DU POULET DOMESTIQUE

ANNEXE
(Planches)

LEGENDE

A	Anneau d'insertion des microtubules sous pelliculaires.
a ₁ , a ₂	Anneaux apicaux.
Ce	Centriole.
CH	Cellule hôte.
Ch	Chromatine
Cm	Complexe membranaire interne.
en	Enveloppe nucléaire
er	Ergastoplasme
F	Fuseau
G	Dictyosome
g	Granules denses du mérozoïte.
K	Cinétochore
L	Granules lipidiques
lb	Lames bimembranaires
M	Mitochondrie
m	Membrane cytoplasmique
me	Mérozoïte
mp	Micropore
N	Noyau
NH	Noyau de la cellule hôte
nū	Nucléole
P	Paraglycogène
p	Pores nucléaires
pl	Microplis de la cellule hôte
pR	Pédoncule de Rhoptrie
R	Rhoptrie
s	Micronèmes
Sch	Schizonte
ts	Microtubules sous pelliculaires
va	vésicule apicale
VH	Vacuole Hôte
Vm	Vacuole plurimembranaire
VR	Rhoptrie en formation
V, v	Vacuoles

Fig. 1

Mérozoïtes II mûrs, dans la vacuole hôte. Noter la répartition des micronèmes et du paraglycogène. (DUBREMETZ, DEA 1970).

x 15 000.

Fig. 2

Mérozoïtes II venant d'être libérés dans l'intestin. Coupe semi-fine, Bleu Azur II.

x 1100.

Fig. 3

Mérozoïte II submature. L'une des rhoptries et son pédoncule sont visibles, de même que le dictyosome, une vacuole plurimembranaire et des mitochondries.

x 26 000.

Fig. 4

Extrémité apicale de mérozoïte II : la trace des anneaux apicaux surmonte le conoïde, qui est doublé par une fine couche dense (flèche). Un micronème et le pédoncule d'une rhoptrie pénètrent dans le conoïde. Leur paroi est une membrane unitaire. Le complexe membranaire interne est formé de 2 membranes unitaires accolées, et, à son extrémité, est au contact de l'anneau d'insertion des microtubules sous pelliculaires.

x 51 000.

Fig. 5

Coloration négative : extrémité apicale de mérozoïte II. Les fibres du conoïde apparaissent, ainsi qu'une formation longitudinale (flèche). Les microtubules sous pelliculaires et leur anneau d'insertion sont présents, et les micronèmes sont reconnaissables.

x 72 000.



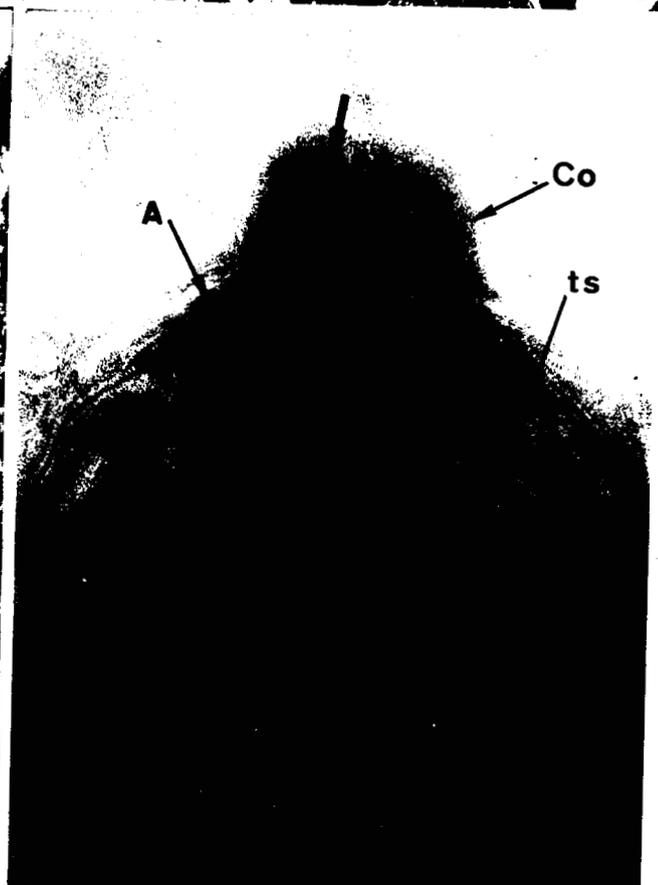
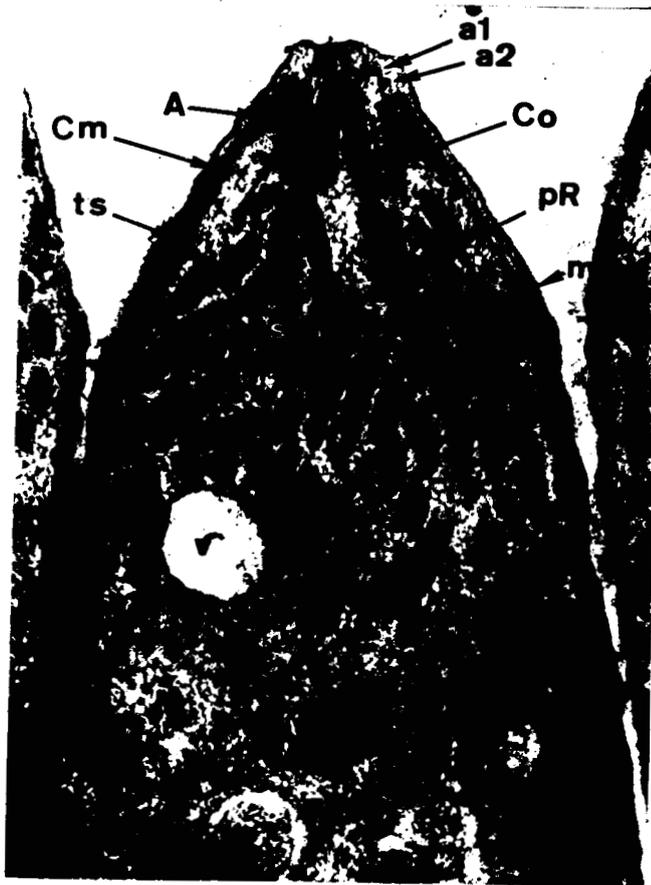
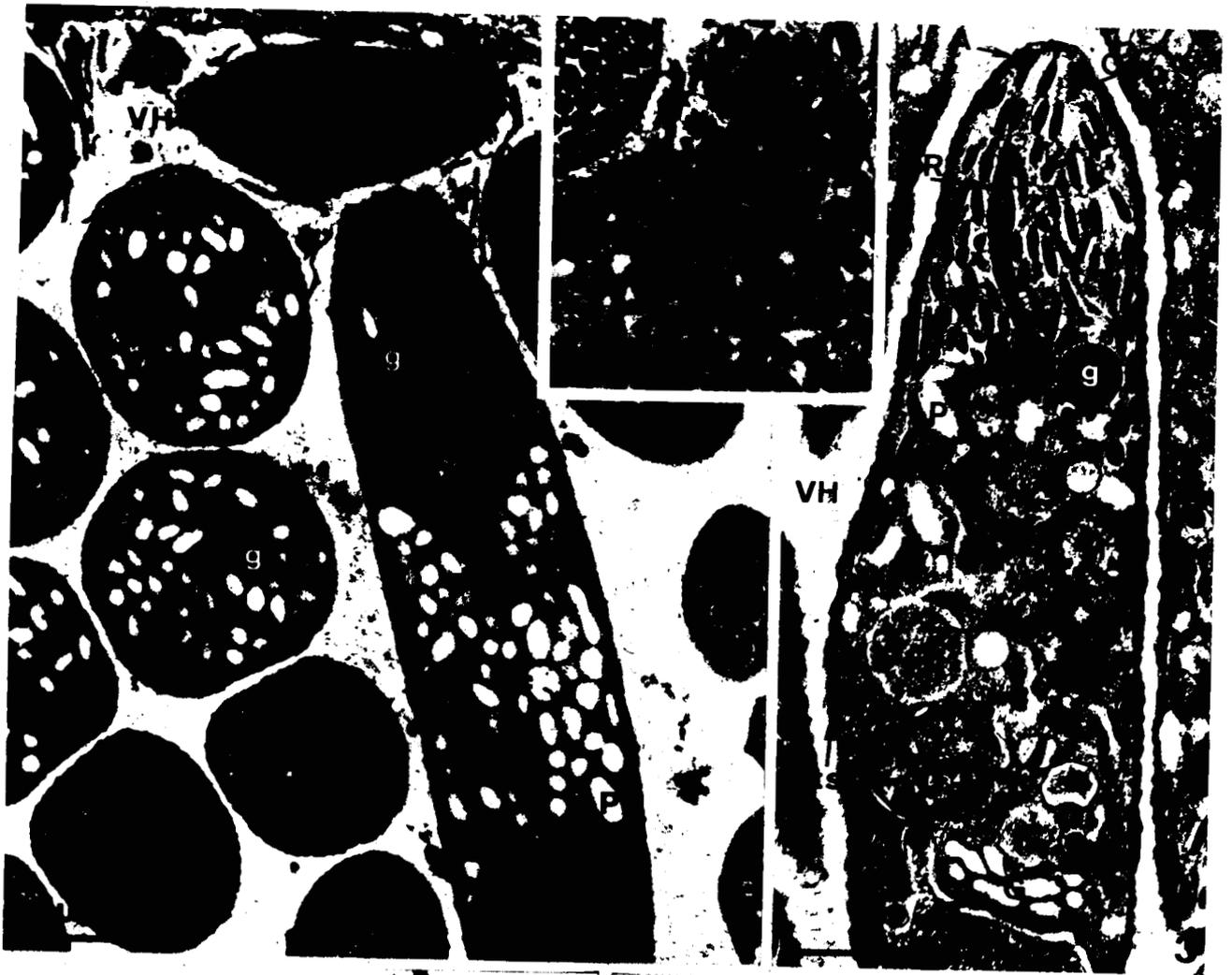


Fig. 6

Coloration négative : apex de mérozoïte II étalé, vu par dessus. Des fibres du conoïde apparaissent, mais l'anneau d'insertion des microtubules sous pelliculaires et ces 22 microtubules sont surtout bien mis en évidence. (DUBREMETZ, 1971 a).
x 78 000.

Fig. 7

Extrémité apicale de mérozoïte II, montrant la vésicule apicale, et deux pédoncules de rhoptries séparés par une baguette dense (flèche), plus épaisse dans le conoïde.
(DUBREMETZ, 1971 a).
x 30 000.

Fig. 8

Coupes transversales de mérozoïtes III (coecaux) à différents niveaux, montrant la répartition périphérique de la chromatine dans les noyaux, et la présence d'ergastoplasme, de mitochondries, de micronèmes, et de granules denses.
x 39 000.

Fig. 9

Extrémité postérieure de mérozoïte II : le complexe membranaire interne s'interrompt sur une courte distance (flèche).
(Même échelle que la figure 7). (DUBREMETZ, D. E. A., 1970).
x 30 000.

Fig. 10

Coupe transversale de micropore de mérozoïte II. Le complexe membranaire pentalaminé forme un cylindre dense (flèche) doublé intérieurement par une couche dense fine (petite flèche).
x 95 000.

Fig. 11

Mérozoïte II après réaction TCH-Protéinate d'Argent (TCH : 1 heure). Le paraglycogène est mis en évidence dans le tiers médian de la cellule.
(DUBREMETZ, D. E. A., 1970).
x 18 000.



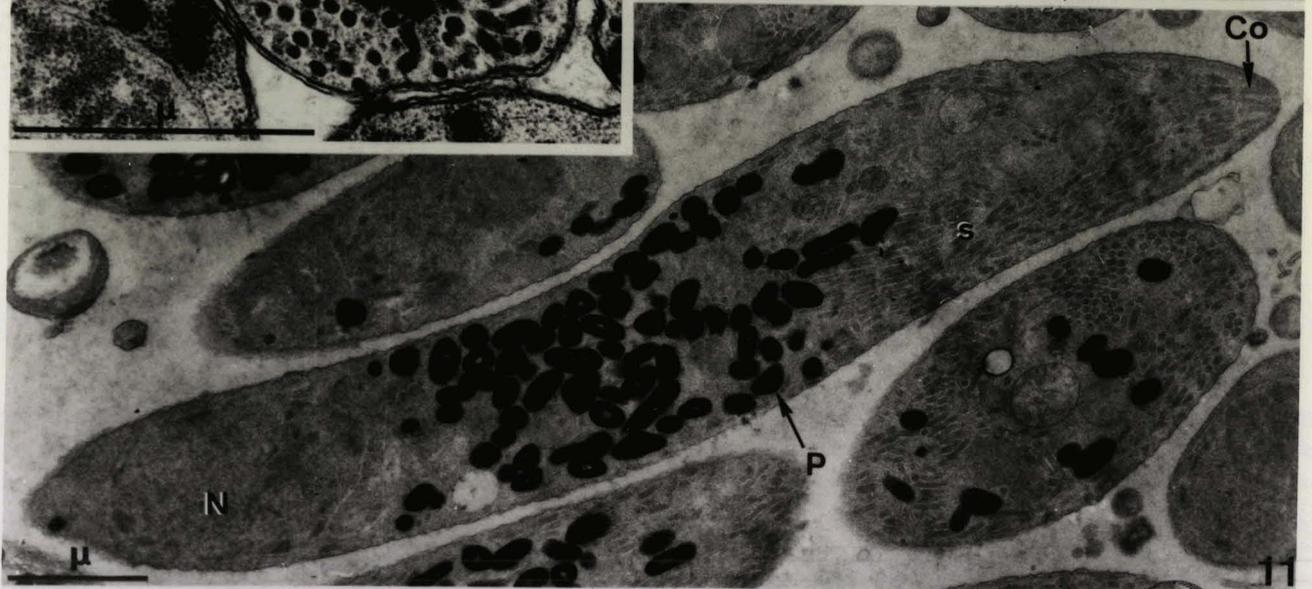
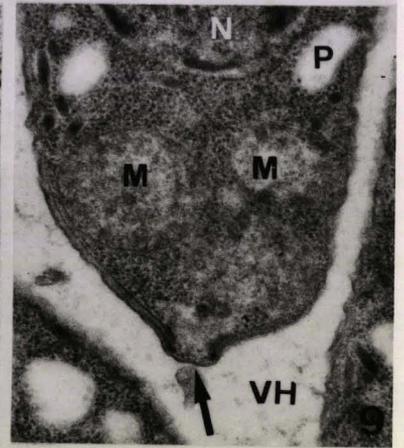
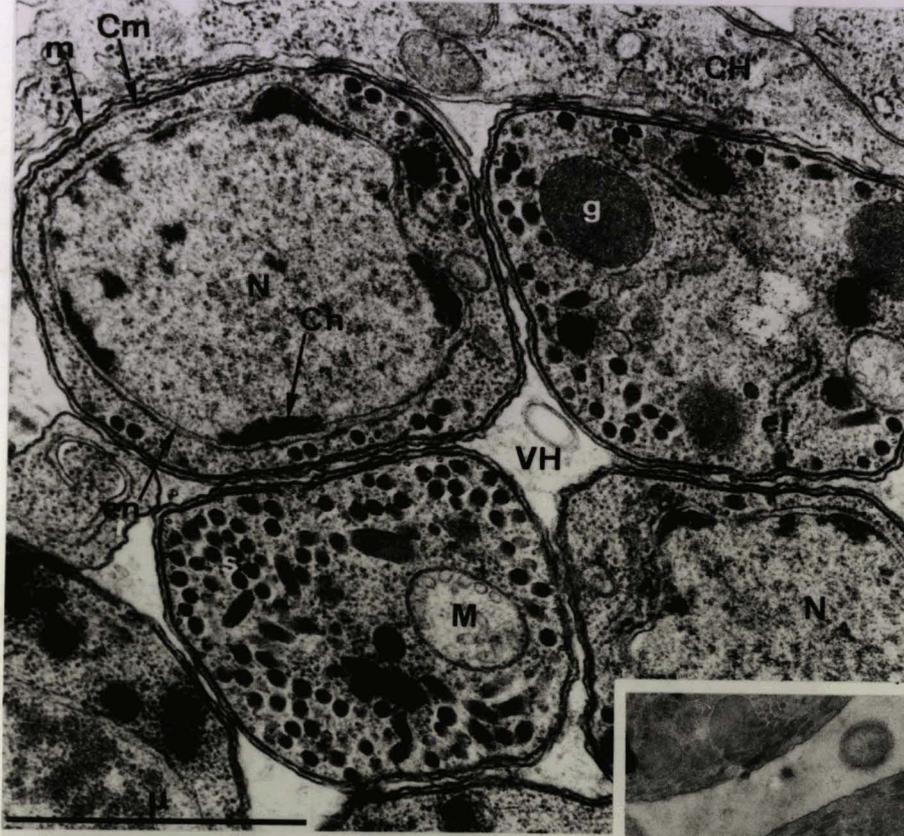
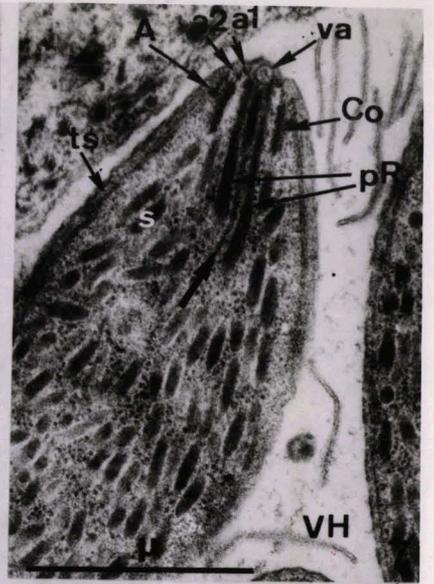
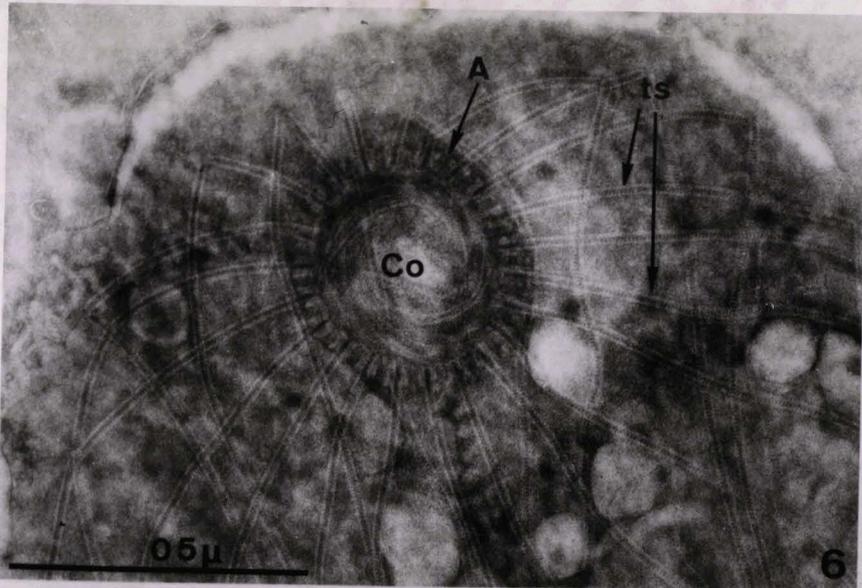


Fig. 12

Jeune Trophozoïte coecal (issu d'un mérozoïte II) où l'apex du mérozoïte et certaines formations particulières n'ont pas encore disparu.

(DUBREMETZ D. E. A. 1970).

x 42 000.

Fig. 13

Jeune trophozoïte intestinal (issu d'un mérozoïte I), dont le noyau atteint $2\ \mu$, et renfermant une plage claire (*) où sont accumulés des granules polyédriques rappelant le paraglycogène (flèche).

x 26 000.

Fig. 14

Stade identique à la figure 13 (Flèche) ; coupe semi fine, Bleu Azur II.

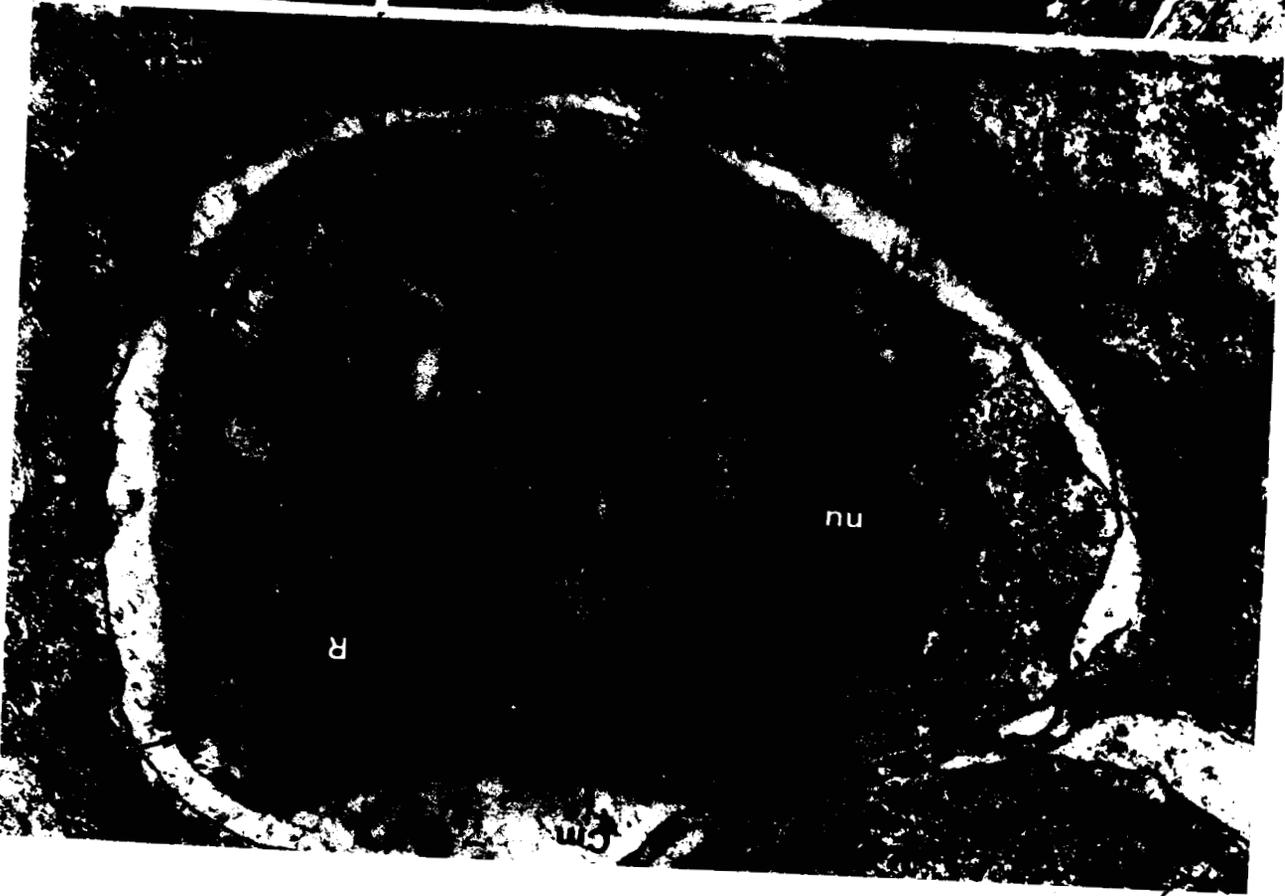
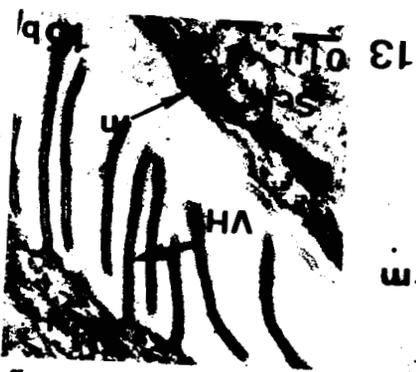
x 1 100.

Fig. 15

Coupes successives au niveau des microplis de la membrane vacuolaire de la cellule hôte, montrant qu'il s'agit de lames et non de tubules (flèche).

x 60 000.





SUB
1954

Fig. 16

Jeune schizonte II où l'on observe les diverses inclusions cytoplasmiques : ergastoplasme aligné contre le plasmalemme (er_1), ergastoplasme en lames parallèles (er_2), vésicules plurimembranaires, mitochondries, Golgi, grandes vacuoles à contenu membranaire (V), petites vacuoles à contenu clair ou à granules denses (v). Un noyau arrondi renferme deux nucléoles.
x 11 000.

Fig. 17

Microplis vacuolaires, montrant leur continuité avec la membrane de la cellule hôte.
x 100 000.

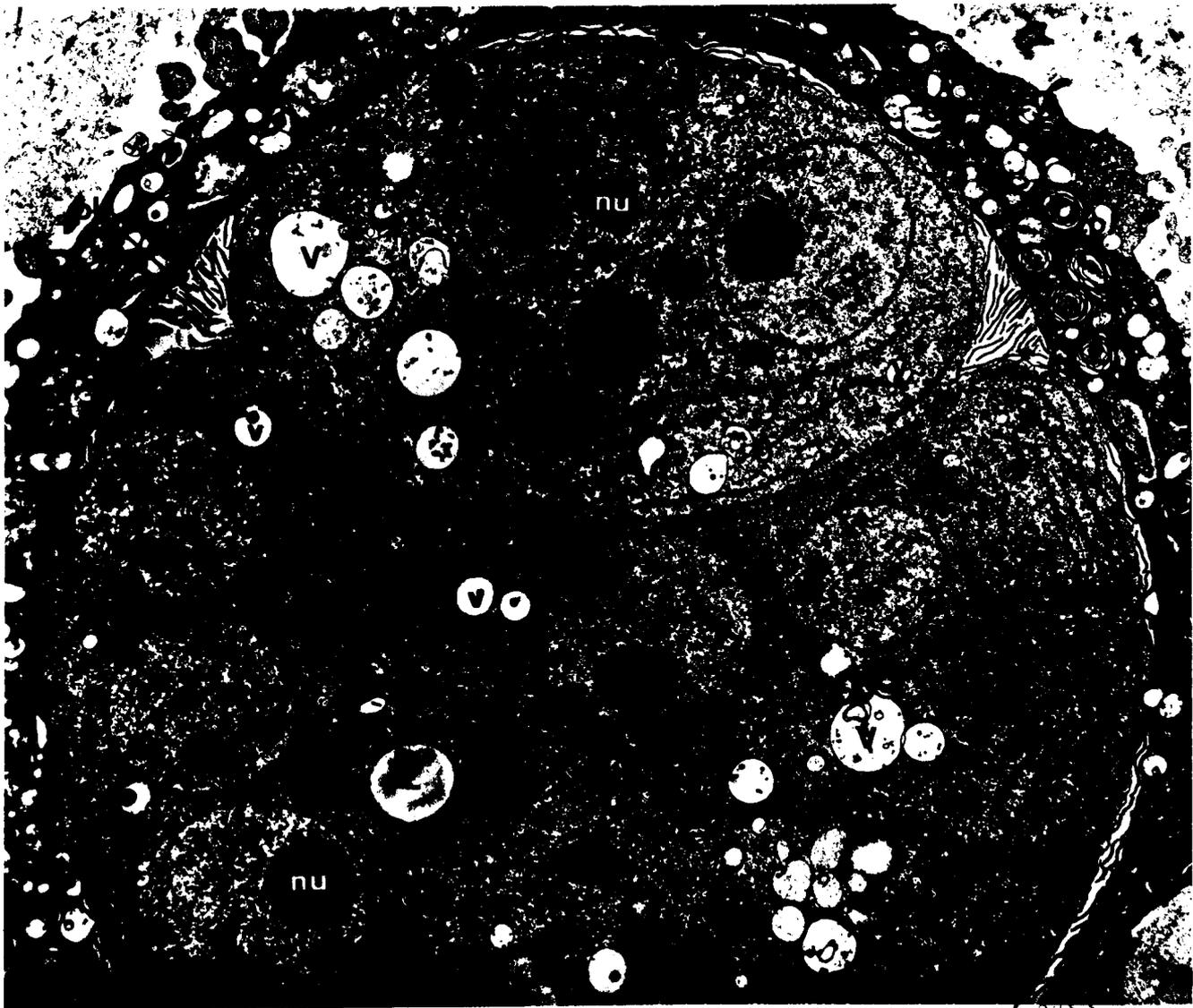
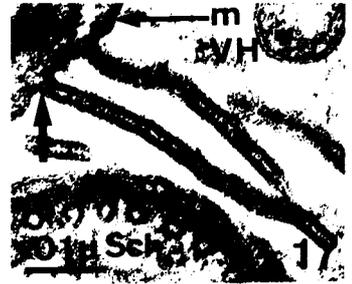
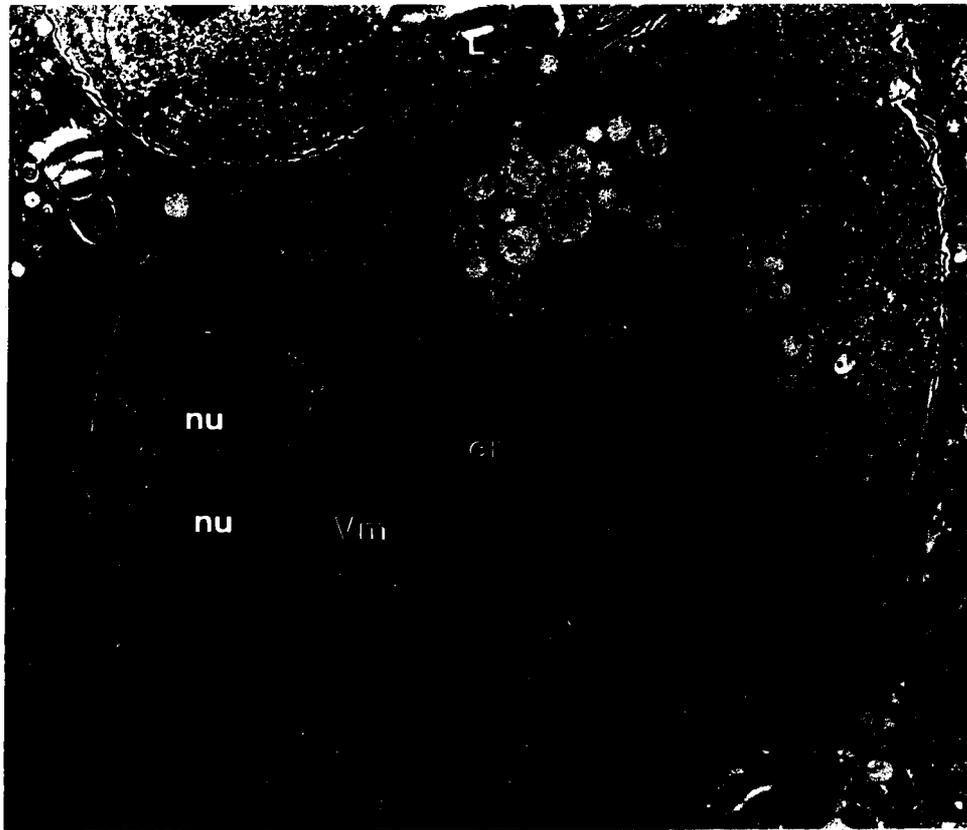
Fig. 18

Deux schizontes II âgés renfermant de nombreux noyaux périphériques. Au centre de l'un d'eux sont accumulées de nombreuses vésicules. Coupe semifine, Bleu Azur II.
x 1 100.

Fig. 19

Autre schizonte II montrant plus de noyaux qu'à la Figure 17, mais où l'on retrouve les mêmes inclusions cytoplasmiques. Une invagination profonde du plasmalemme a séparé en deux parties le parasite à ce niveau, à moins qu'il s'agisse de deux schizontes évoluant dans la même cellule hôte.
x 12 000.





- Fig. 20 : Vacuoles plurimembranaires dans un schizonte II. Quatre membranes limitantes sont nettement visibles par places (cercles). L'une des vacuoles est pincée en son milieu (flèche).
x 75 000.
- Fig. 21 Micropore formant une invagination profonde remplie d'un matériel granuleux (*). (Même échelle que 22).
x 42 000.
- Fig. 22 Micropore au travers duquel pénètre un micropli de la vacuole hôte et formant une ampoule remplie d'un matériel granuleux limité par une membrane (*).
x 42 000.
- Fig. 23 Micropore formant une ampoule remplie d'un matériel granuleux limité par une membrane unitaire (*).
(même échelle que 22).
x 42 000.
- Fig. 24 Micropore formant une ampoule volumineuse, doublée par une lame d'ergastoplasme, et renfermant des microplis de la vacuole hôte et un matériel granuleux limité par une membrane unitaire (*).
x 48 000.
- Fig. 25 Vésicule intracytoplasmique limitée par deux membranes unitaires, renfermant un contenu granuleux (*) et doublée par une lame d'ergastoplasme.
x 30 000.



Fig. 26

Initiation des formations mitotiques dans un manchon creusé à l'apex du noyau entre les centrioles fils. Dans ce manchon limité par l'enveloppe nucléaire apparaissent des microtubules dans un matériel dense (*) qui se prolonge jusqu'aux centrioles. Sur la face externe du manchon est appliquée de la chromatine. Le nucléole est présent. Les centrioles sont appliqués contre la membrane cytoplasmique.

x 51 000.

Fig. 27

Autre noyau en début de mitose. Le manchon intranucléaire ouvert vers les centrioles renferme un contenu fibrillaire dense (*) plus osmiophile contre les parois (flèche).

x 66 000.

Fig. 28

Coupe tangentielle d'un noyau à un stade analogue aux précédents passant par le manchon initial dont le contenu (*) est également plus dense à la périphérie (flèches). Deux formations trilaminées (K) sont présentes dans le nucléoplasme à proximité du manchon.

x 75 000.

Fig. 29

Coupe d'un noyau surmonté par deux centrioles très écartés, mais entre lesquels aucune formation n'est présente.

x 60 000.

Fig. 30

Coupe passant par un couple de centrioles et pouvant évoquer l'initiation des formations mitotiques par la présence d'un matériel dense (flèche) tangent à l'enveloppe nucléaire perturbée à ce niveau.

x 80 000.

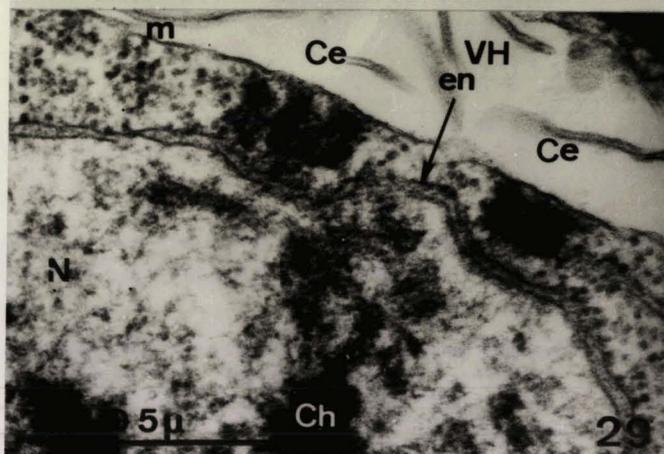
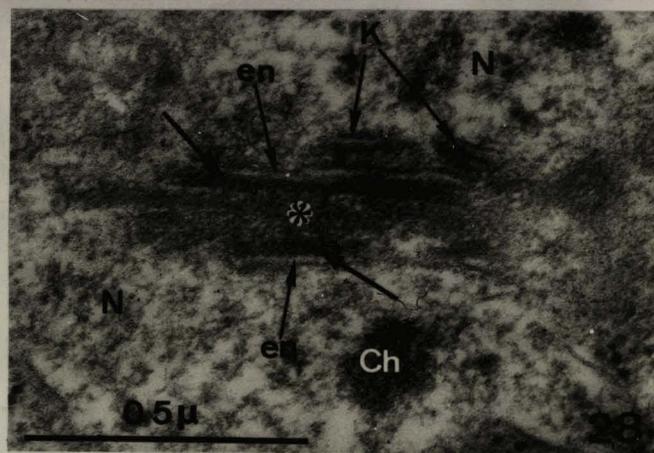
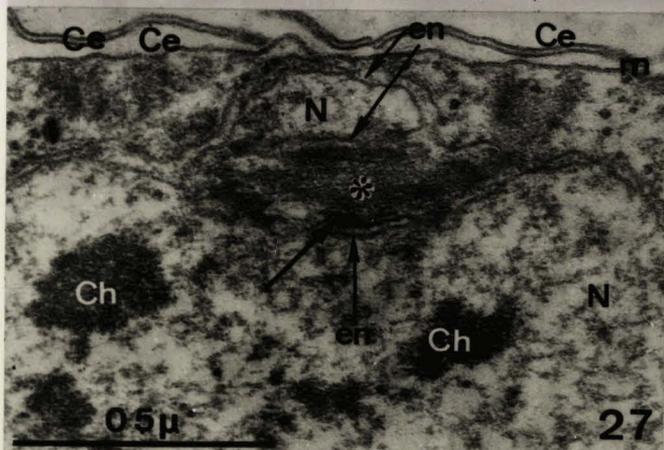
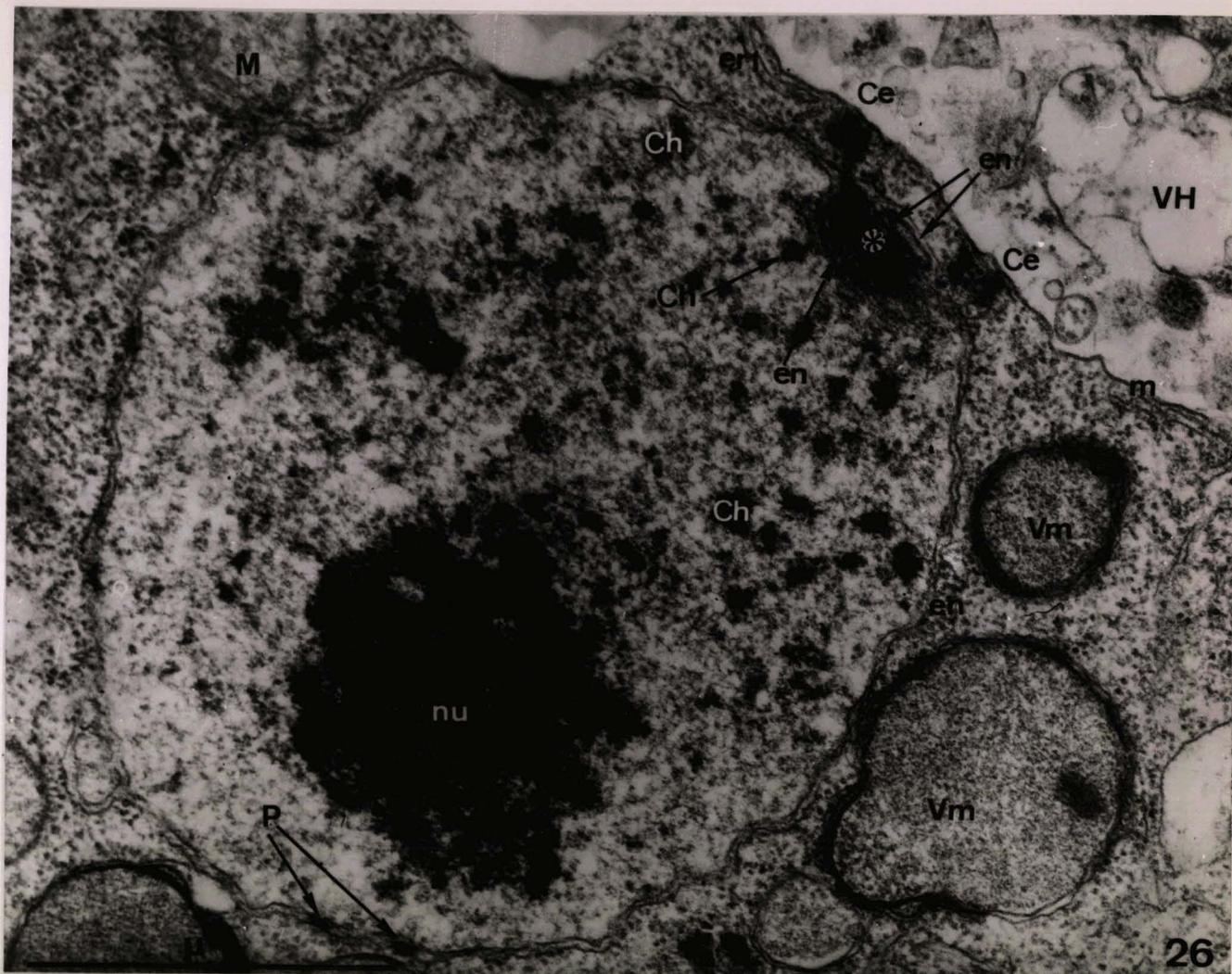


Fig. 31

Série de coupes de l'apex d'un noyau en début de mitose. Le manchon est appliqué, à la partie supérieure, contre l'enveloppe nucléaire, et sa paroi se confond avec celle-ci à ce niveau (Fig. 31 a). Il renferme un contenu fibrillaire (*) se prolongeant jusqu'au contact des centrioles (flèche courbe, Fig. 31 a) et communique avec le nucléoplasme par l'intermédiaire de pores (flèches) visibles en coupes transversale (Fig. 31 a) et tangentielle (Fig. 31 c).
x 126 000.

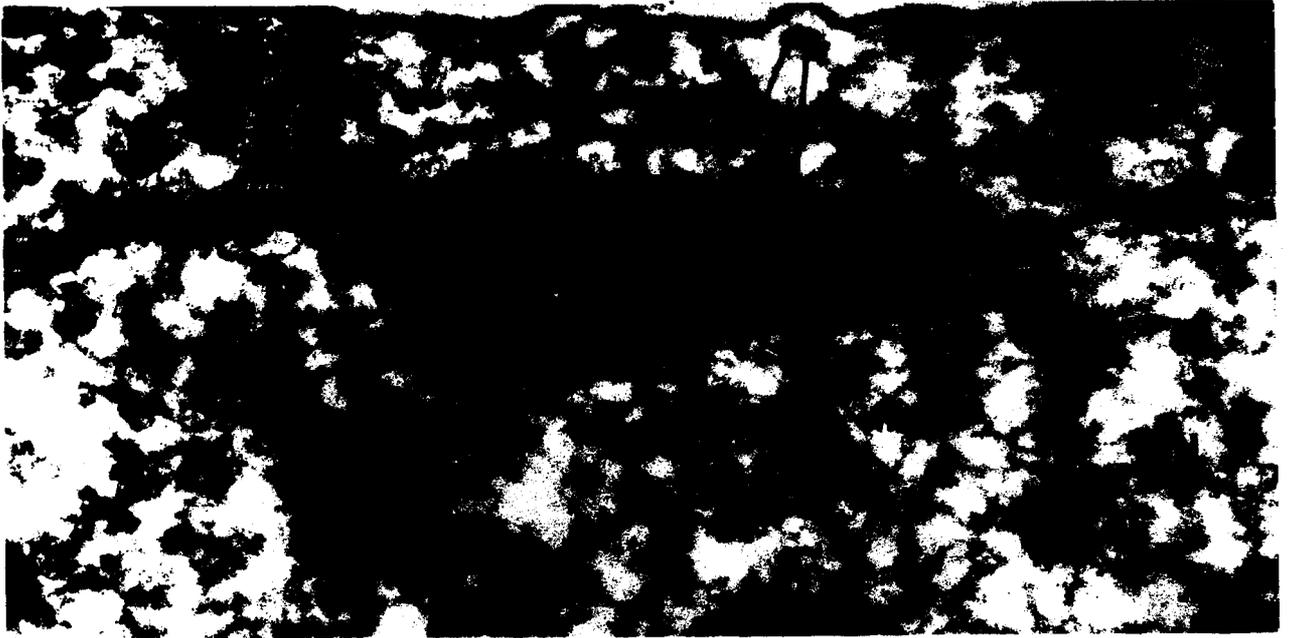


Fig. 32

Série de coupes de l'apex d'un noyau en début de mitose montrant la disposition des deux paires de centrioles fils, et l'arche formée par le noyau (flèche, 32 c, 32 d) au-dessus du "fuseau" initial (*). Contre l'enveloppe nucléaire, au niveau du manchon, sont appliquées des condensations trilaminées (K) en relation avec la chromatine.

x 51 000.

Fig. 33

Coupes tangentielles successives d'un noyau en début de mitose montrant le contact (flèche) entre le matériel dense du "fuseau" initial (*) et la base des centrioles.

(même échelle que 32).

x 51 000.

Fig. 34

Image d'un noyau à un stade antérieur à celui du manchon initial, où l'enveloppe nucléaire forme une cupule dans laquelle on observe un matériel dense (*) et deux sections transversales de microtubules accolés à l'enveloppe (flèches).

x 69 000.

Fig. 35

Image pouvant représenter la coupe transversale d'un manchon initial (flèche) identique à celui de la figure 31, et dont la partie supérieure est accolée à l'enveloppe nucléaire. (Il peut cependant ne s'agir que d'une coupe latérale de centrocône, à un stade ultérieur).

x 48 000.

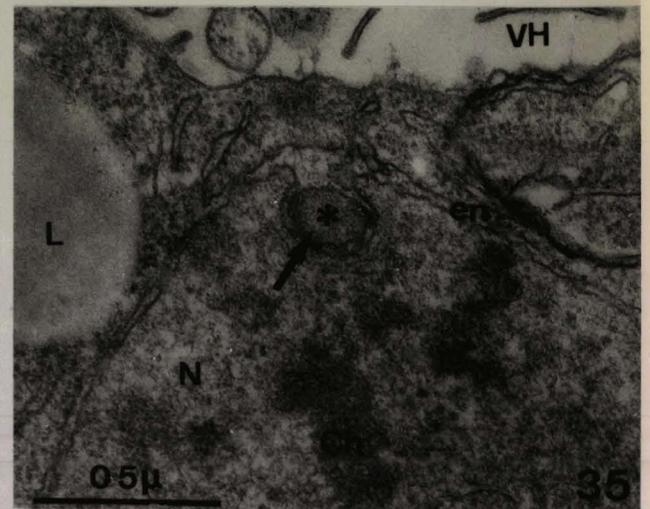
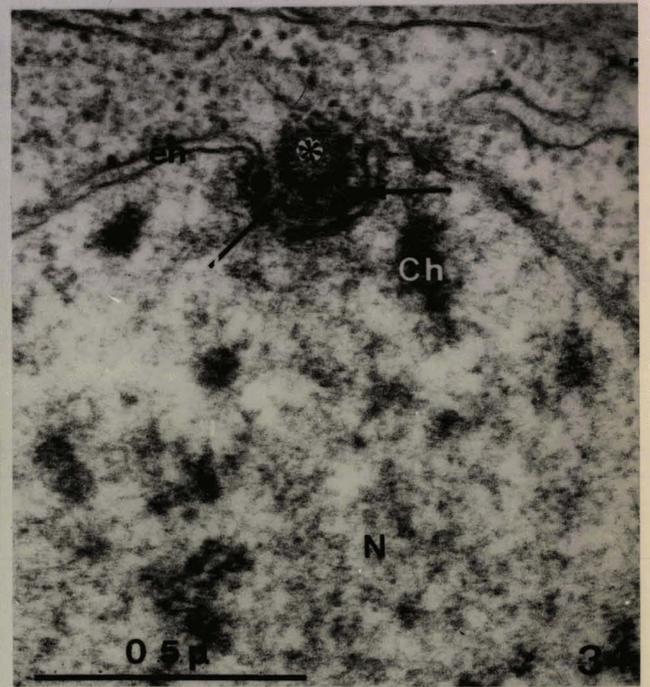
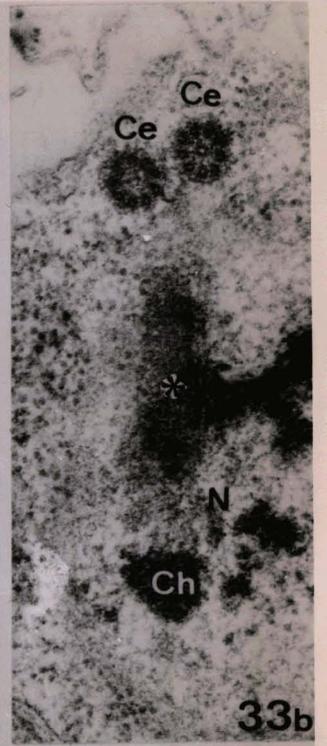
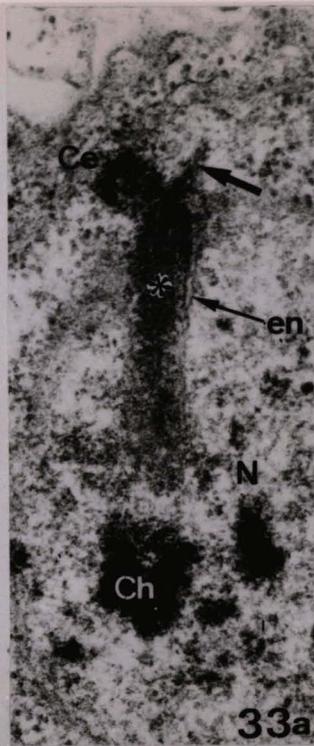
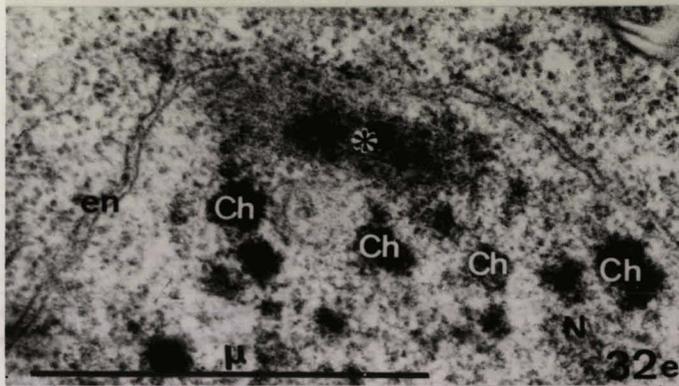
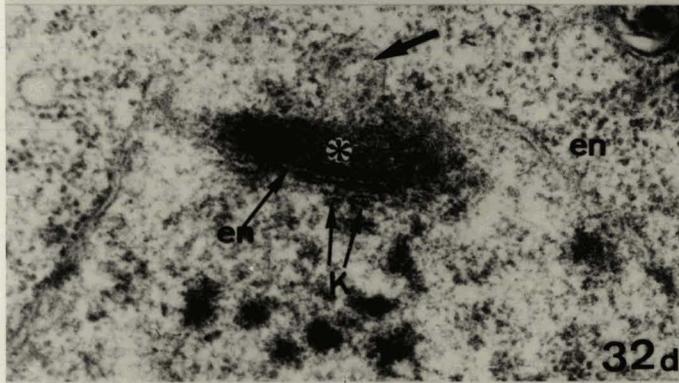
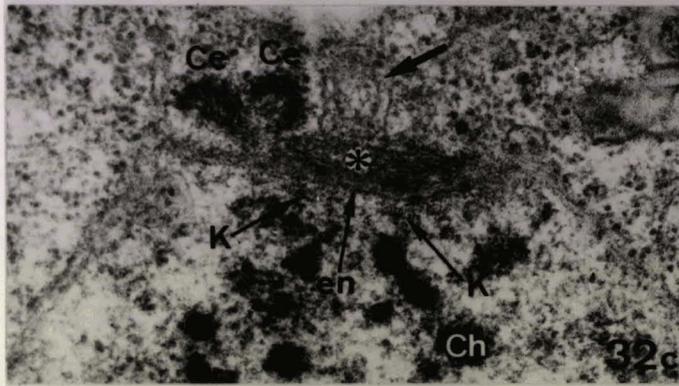
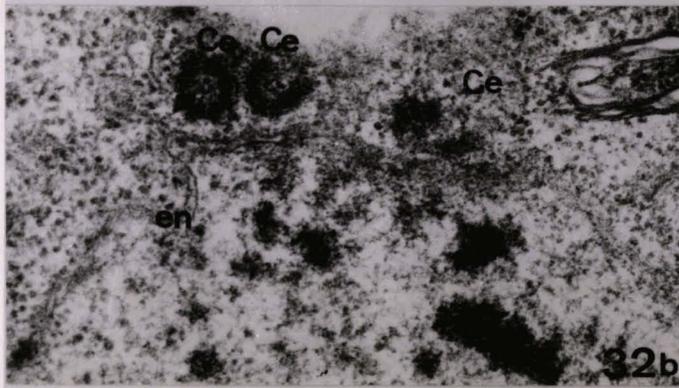
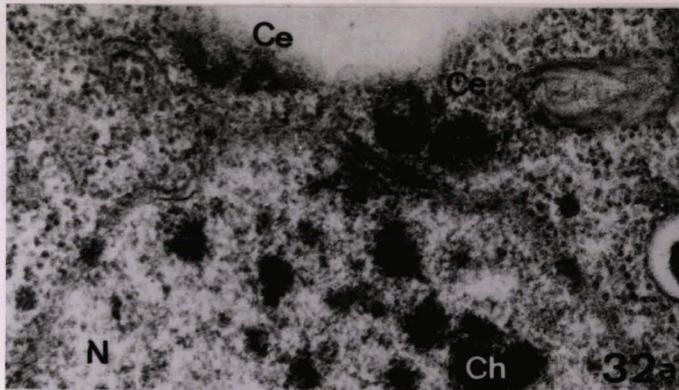


Fig. 36

- a, Coupe transversale de centriole : le tubule central est formé de 11 à 13 sous unités.
- b, Le même centriole après rotation du cliché ($n = 9$) : les 9 tubules périphériques et une pièce dense située en face de chacun d'eux (flèche courbe) sont nettement renforcés.
- x 200 000.

Fig. 37

- a, Coupe d'un diplosome montrant la disposition parallèle des 2 centrioles. L'un d'eux (flèche) est agrandi à la figure 37 b. Sur l'autre, le tubule central, plus court, n'est pas visible.
- x 110 000.
- b, Agrandissement d'un centriole de la figure 37 a : les microtubules périphériques sont également constitués de sous unités (flèche).
- x 400 000.

Fig. 38

- Coupes successives tangentes à la surface cellulaire montrant les deux paires de centrioles associées à un noyau en début de mitose. Le centriole marqué d'une flèche (Fig. 38 c) est agrandi à la figure 36.
- x 80 000.



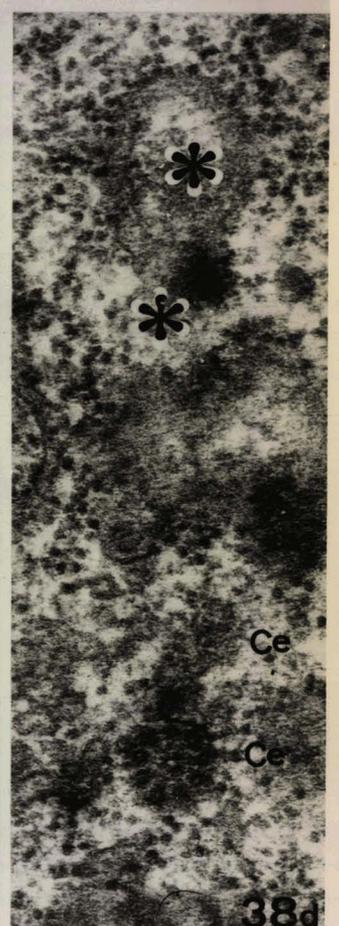
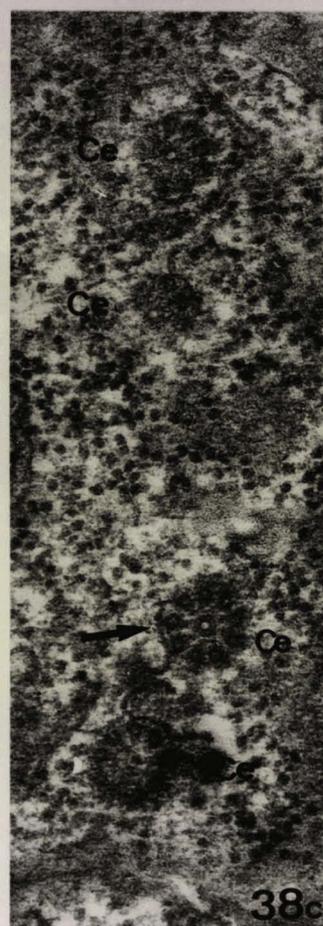
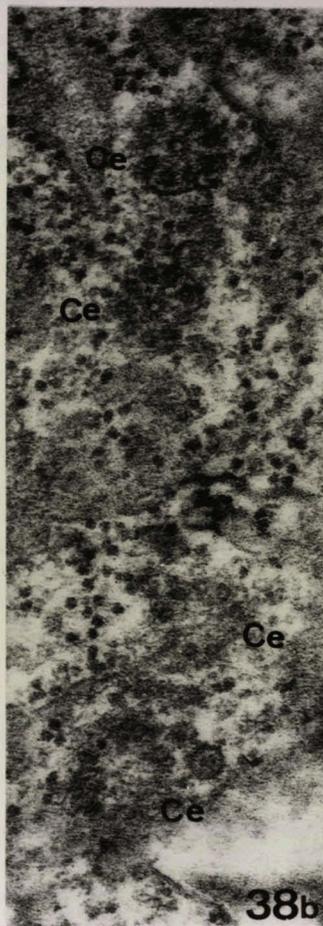
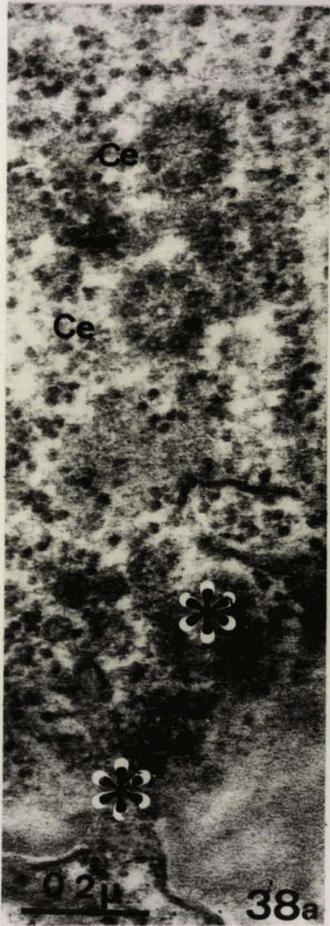
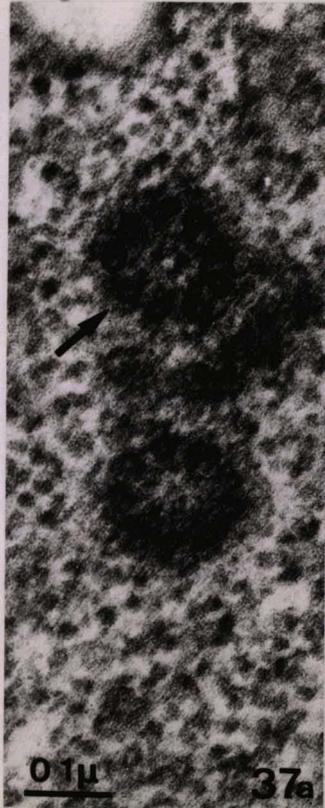
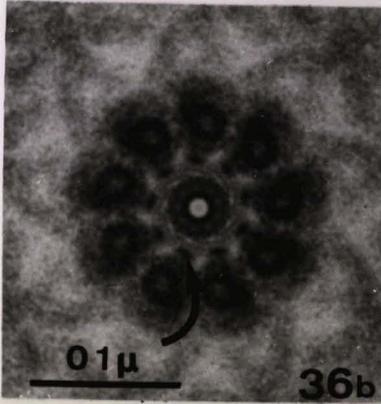
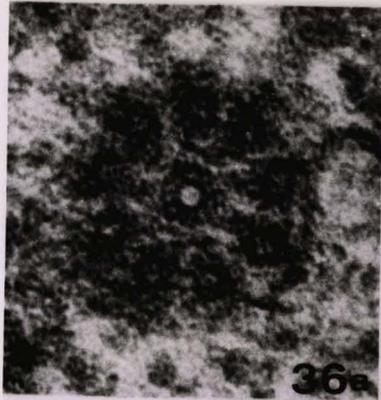


Fig. 39

Après la disparition du manchon (qui persiste aux extrémités), un court fuseau de microtubules est tendu à l'apex du noyau entre les diplosomes.

x 42 000.

Fig. 40

Noyau où le manchon a disparu, sauf aux pôles (*) entre lesquels aucun fuseau n'est présent mais qui sont reliés par une bandelette dense (flèche) en relation avec une masse de chromatine.

x 44 000.

Fig. 41

Image de fuseau intranucléaire montrant des microtubules continus (o) et divergents (□). L'enveloppe nucléaire coiffe l'extrémité du fuseau.

x 51 000.

Fig. 42

Coupe de l'apex d'un noyau montrant le fuseau en relation aux extrémités avec les centrioles (flèche) et constitué de microtubules continus (o) et divergents (□).

x 69 000.



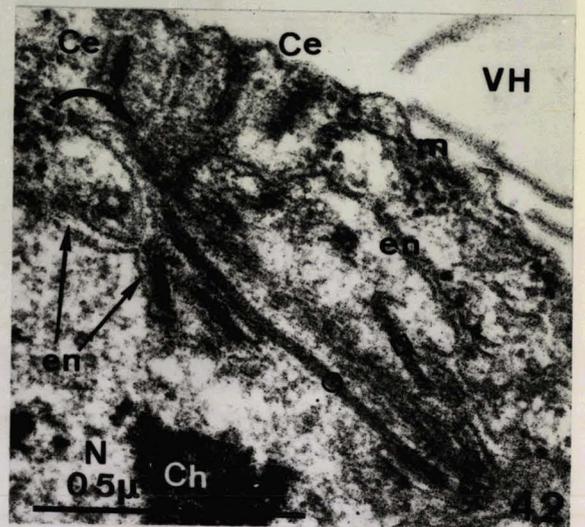
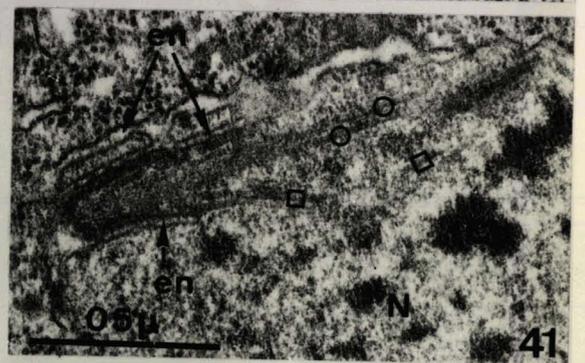
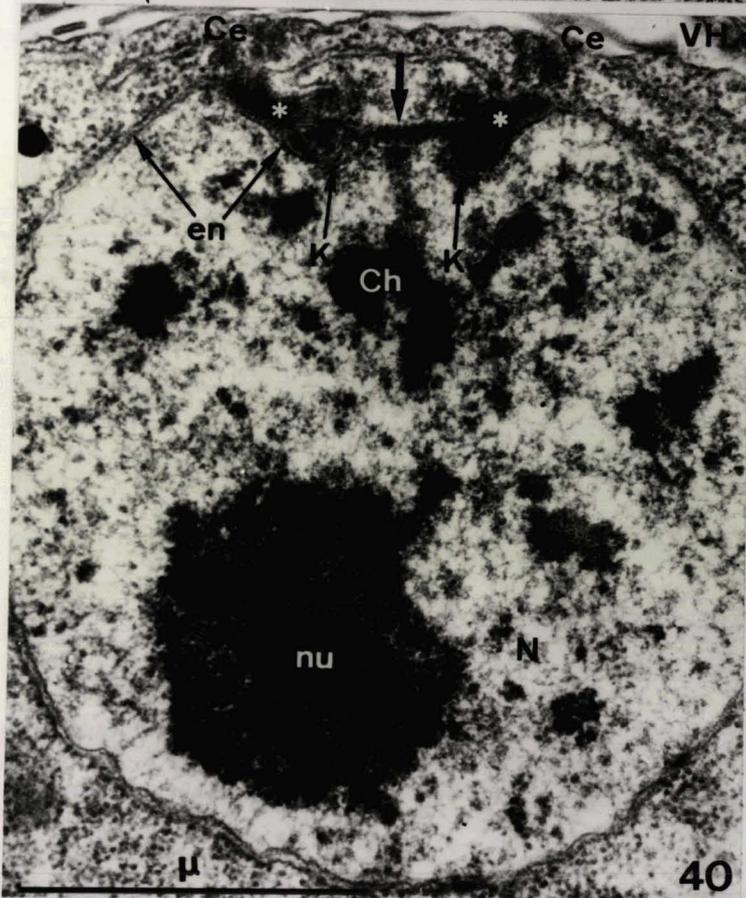


Fig. 43

Coupes d'un noyau renfermant un fuseau allongé constitué de microtubules (o) dont certains sont continus. L'enveloppe nucléaire coiffe les pôles, qui sont ouverts vers le cytoplasme (flèche, 43 a). Un cinétochore est voisin d'un pôle (43 a).
x 45 000.

Fig. 44

Dans ce noyau, les pôles sont largement écartés et un fuseau sinueux est présent (o). Trois cinétochores sont visibles, reliés à de la chromatine et qui semblent insérés sur des microtubules chromosomiaux.
x 56 000.

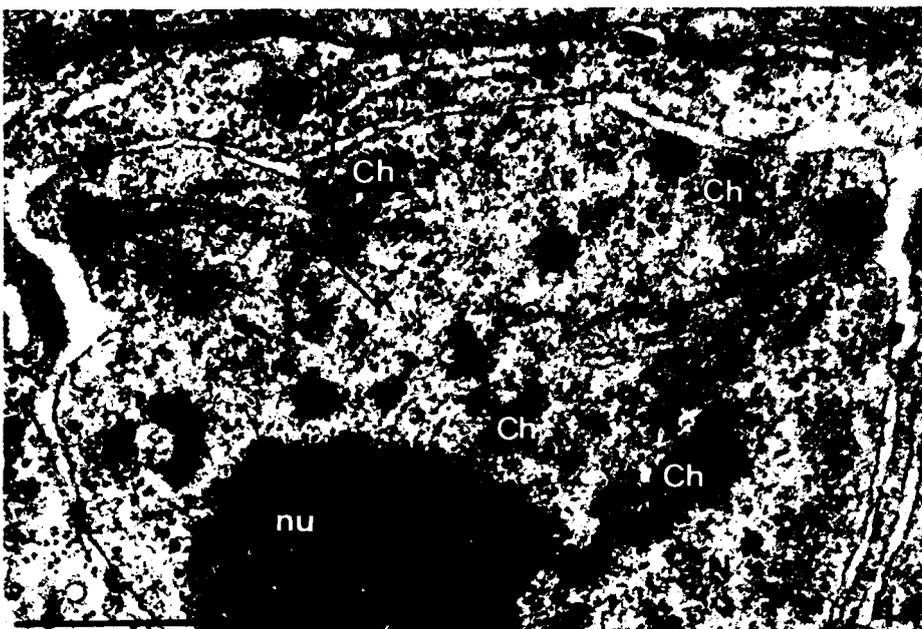
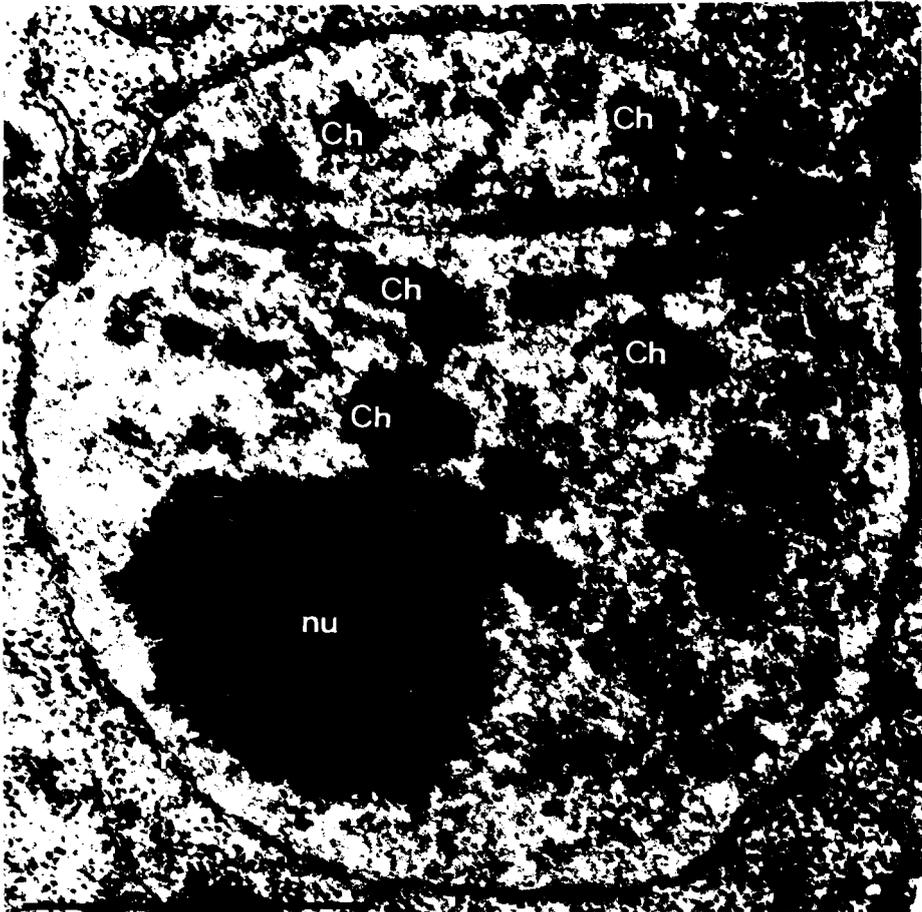
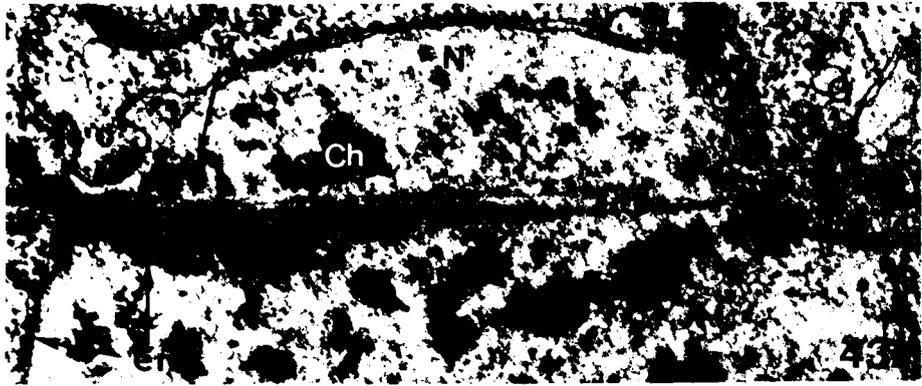


Fig. 45

Noyau dont les pôles sont peu écartés et où deux hémifuseaux divergent vers le nucléoplasme (o). Aux pôles, les centrocônes s'individualisent ; ils sont ouverts vers les centrioles (flèche) et leur base est doublée par un matériel dense (d). La chromatine semble groupée en deux lots dans les hémifuseaux.
x 60 000.

Fig. 46

Coupe d'un noyau à un stade comparable à celui de la figure 48, passant par un seul pôle. Le centrocône est traversé à la base par les microtubules (o), et celle-ci est doublée par une couche dense (d).

(DUBREMETZ, 1971 b).

x 42 000.

Fig. 47

Noyau où sont présents deux hémifuseaux dont les directions forment un angle très aigu (flèches). La chromatine semble groupée en deux lots.

x 48 000.



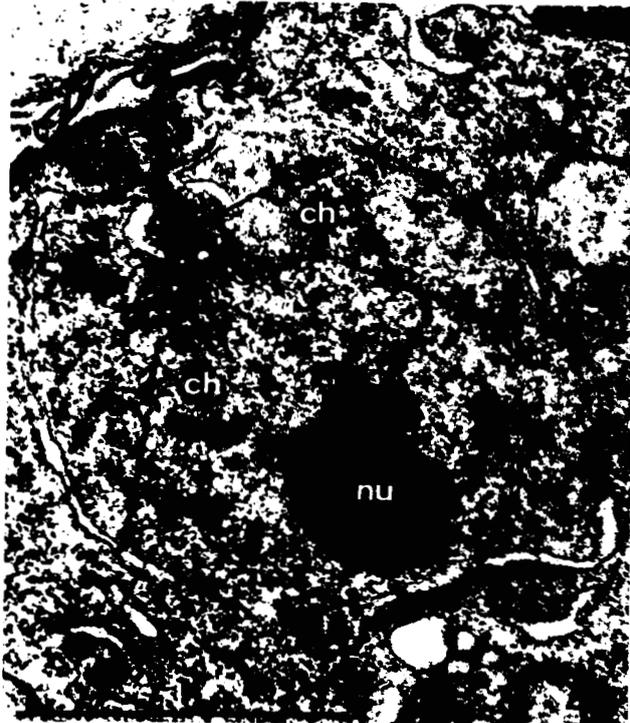
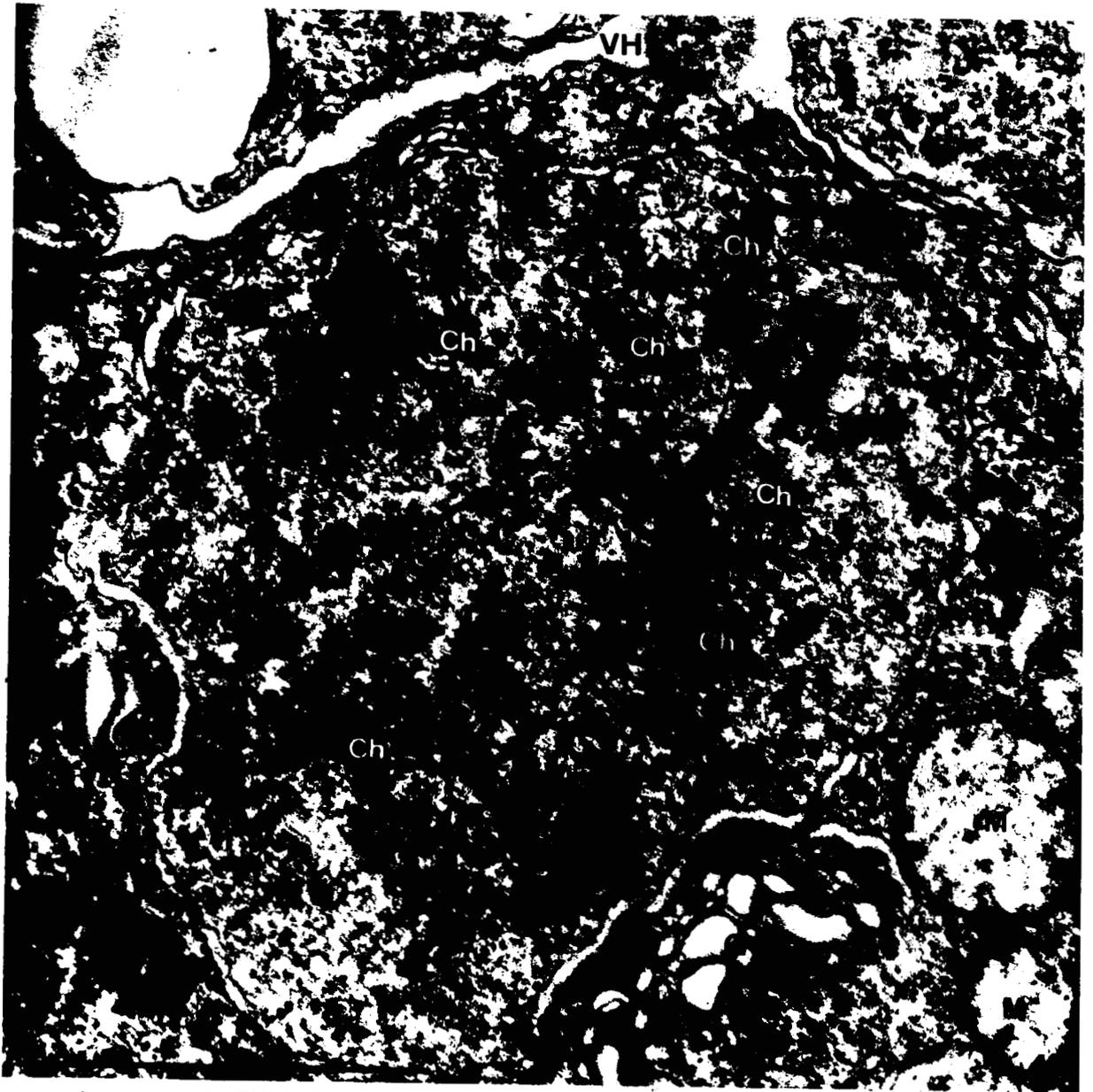


Fig. 48

Coupes successives d'un noyau où sont présents deux hémifuseaux. Les microtubules (o) traversent la base des centrocônes (double flèche, 48 a), qui est doublée par un matériel dense (d). L'enveloppe nucléaire est percée de pores.
x 45 000.

Fig. 49

Noyau où l'appareil fusorial a disparu. Les centrocônes sont toujours ouverts à l'apex (flèche). Les chromosomes sont groupés en 2 lots et au voisinage des pôles.
x 52 000.

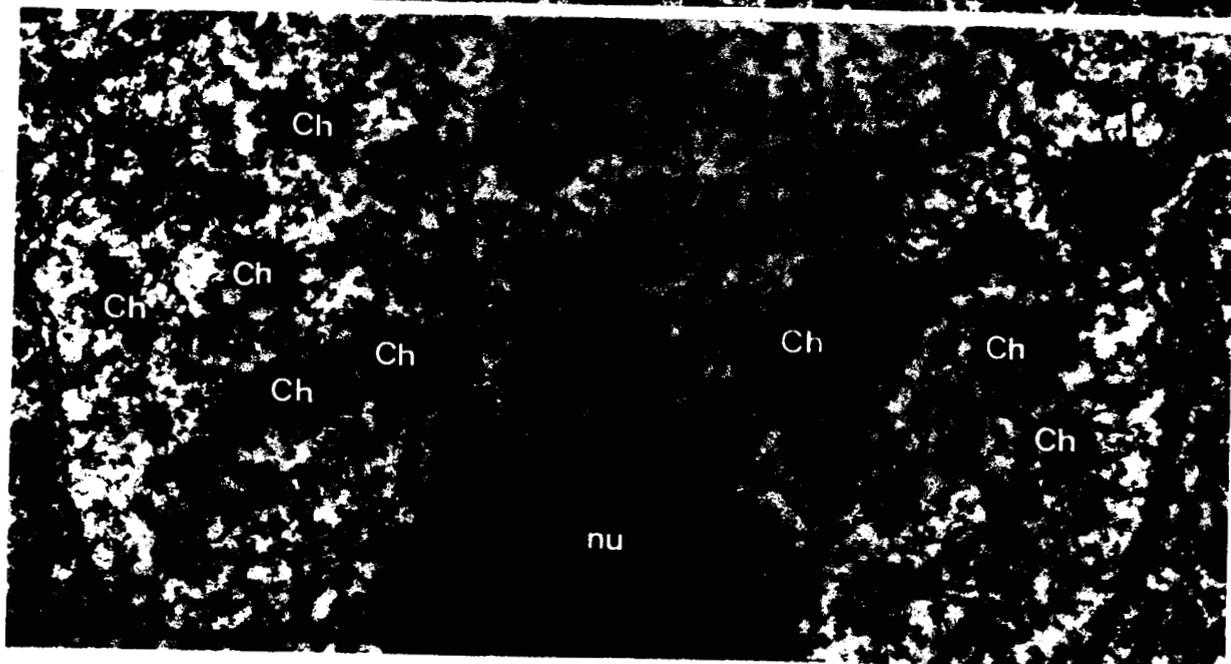
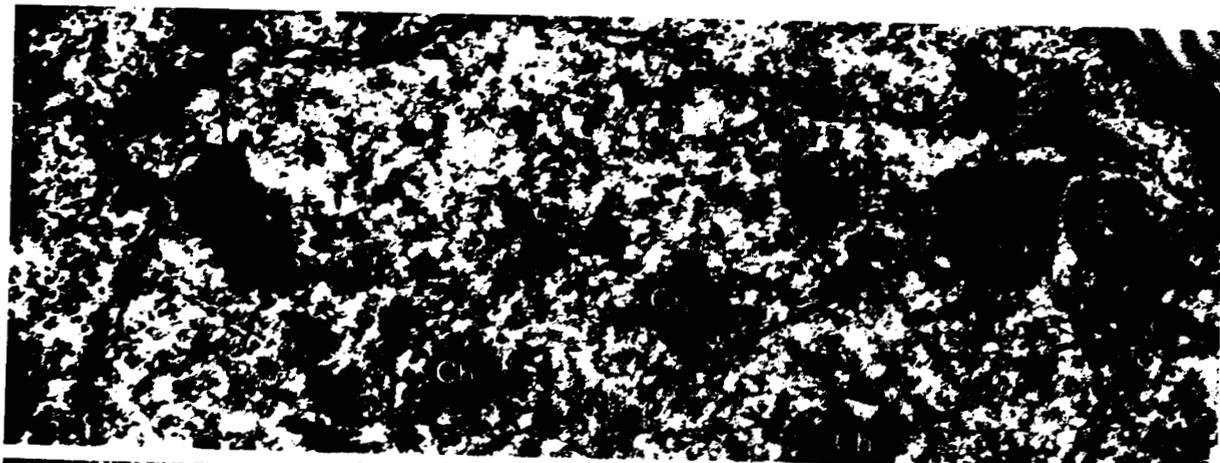
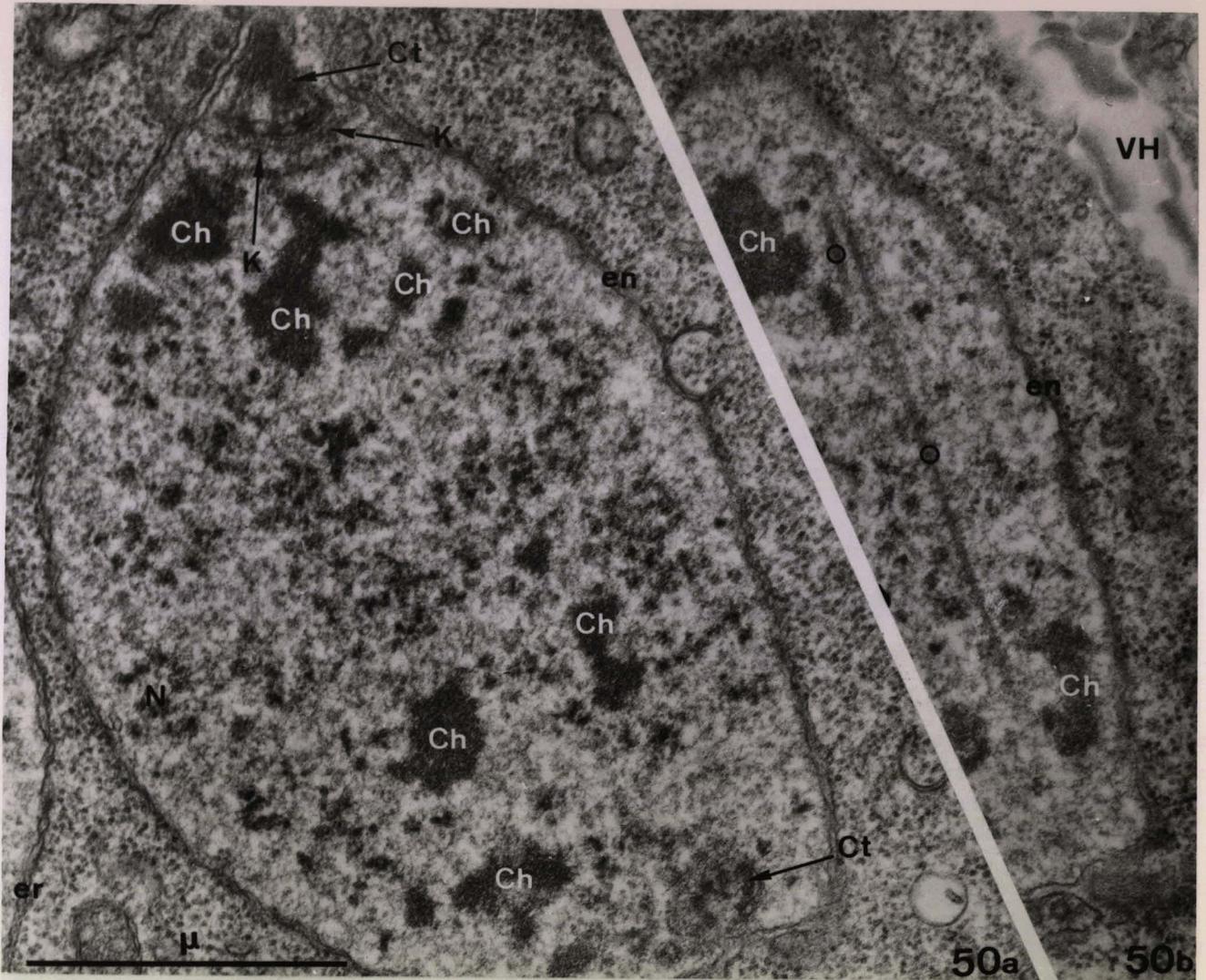


Fig. 50

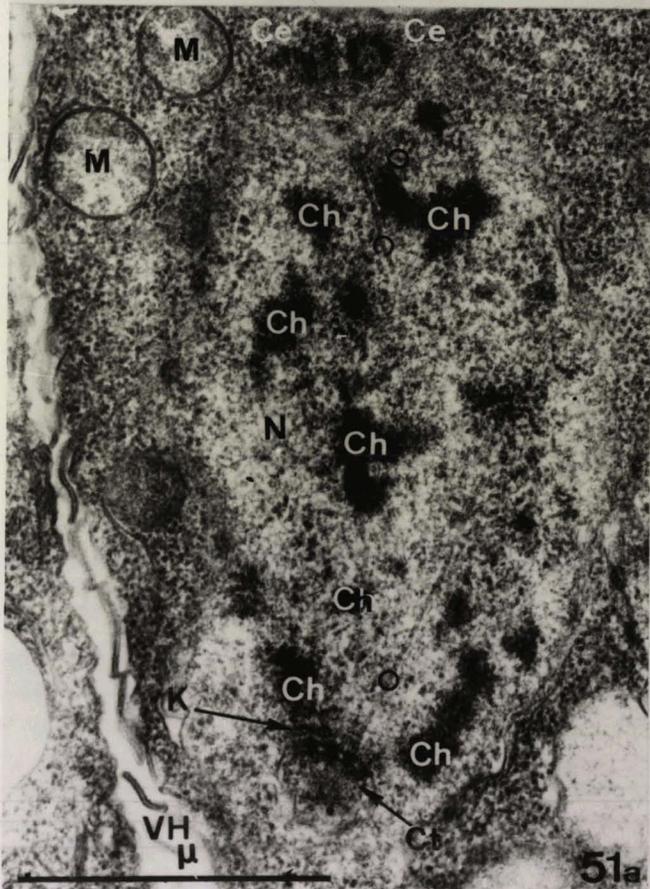
Coupes successives d'un noyau où persistent deux microtubules (o) parallèles à l'axe des pôles ; l'un des centrocônes est extranucléaire. Les chromosomes sont rassemblés auprès des pôles.
x 45 000.

Fig. 51

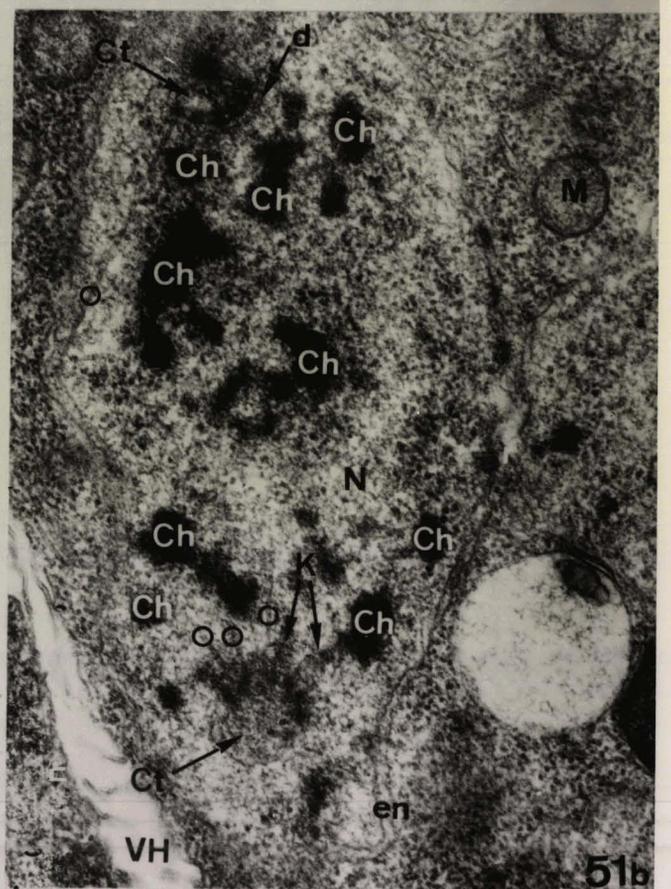
Coupe tangentielle d'un noyau passant par les centrocônes encore intranucléaires. Les chromosomes sont nettement groupés en deux lots rassemblés auprès des pôles. Les cinétochores sont voisins des centrocônes. Les hémifuseaux sont encore présents.
x 40 000.



50a 50b



51a



51b

503
1955

Fig. 52

Noyau où l'appareil fusorial a disparu ; les pôles sont peu écartés et matérialisés par les centrocônes, formés par une invagination de l'enveloppe nucléaire ouverte vers les centrioles (flèche). La base des centrocônes est doublée par un matériel dense (d) contre lequel on reconnaît un cinétochore. Les chromosomes sont groupés autour des pôles.

x 51 000.

Fig. 53

Centrocône d'un noyau à un stade voisin du précédent. A la base de cette formation, 4 cinétochores sont visibles, séparés de l'enveloppe nucléaire par une couche fibrillaire de 40 nm environ. Une structure rappelant un centriole incomplètement structuré est présente à l'apex (Ce ?).

x 75 000.

Fig. 54

Noyau où le centrocône est incomplet (double flèche). Celui-ci est ouvert à l'apex (flèche). Des microtubules sont encore présents dans le nucléoplasme (o). Les chromosomes sont voisins du pôle intéressé par la coupe. Un centriole incomplètement structuré est présent à l'apex (Ce ?).

x 45 000.

Fig. 55

Autre noyau où le centrocône est ouvert latéralement (double flèche), mais il n'existe pas, dans le plan de la coupe, de microtubules intranucléaires.

x 48 000.

Fig. 56

Coupe tangentielle de la base d'un centrocône montrant, au centre de l'organite, les microtubules (flèche) et latéralement les pores de l'enveloppe où ces derniers se terminent (ou traversent) (double flèche).

x 75 000.

Fig. 57

Coupes d'un pôle d'un noyau où la paroi du centrocône, en cours d'extrusion est en continuité avec la lame d'ergastoplasme parallèle où la surface cytoplasmique (Fig. 57 b, flèche). La base du centrocône est doublée par une couche dense contre laquelle sont visibles deux cinétochores.

(Même échelle que la figure 54).

x 45 000.



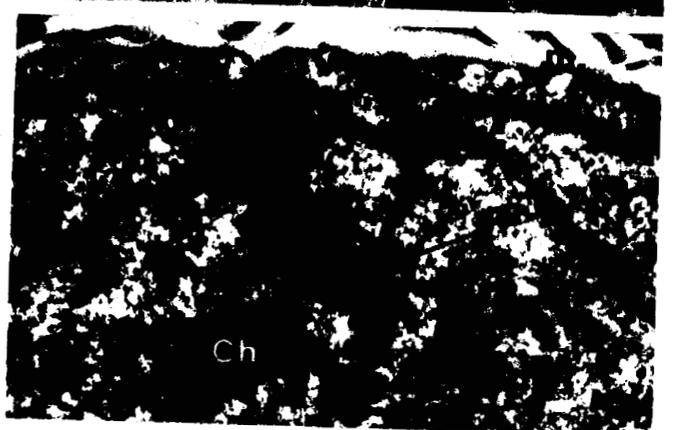
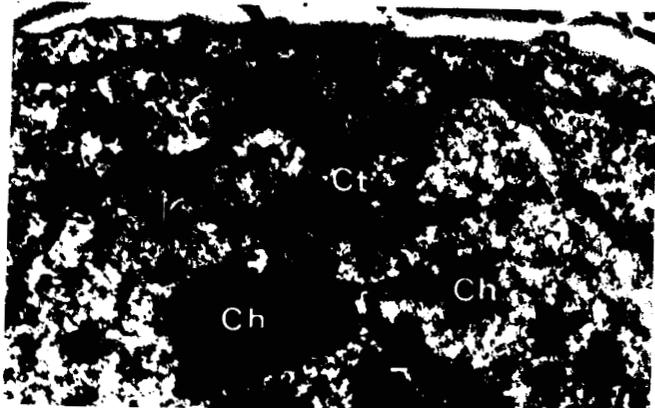
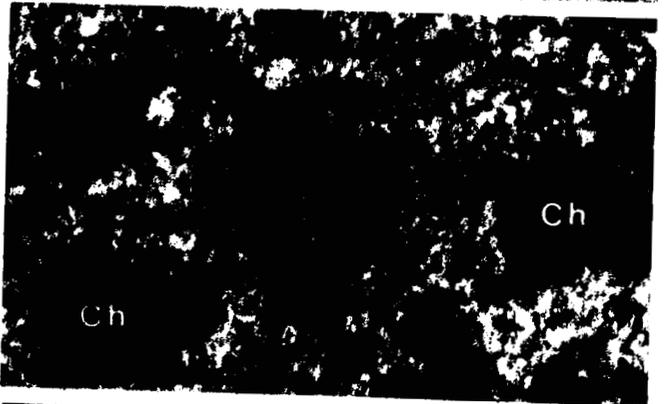
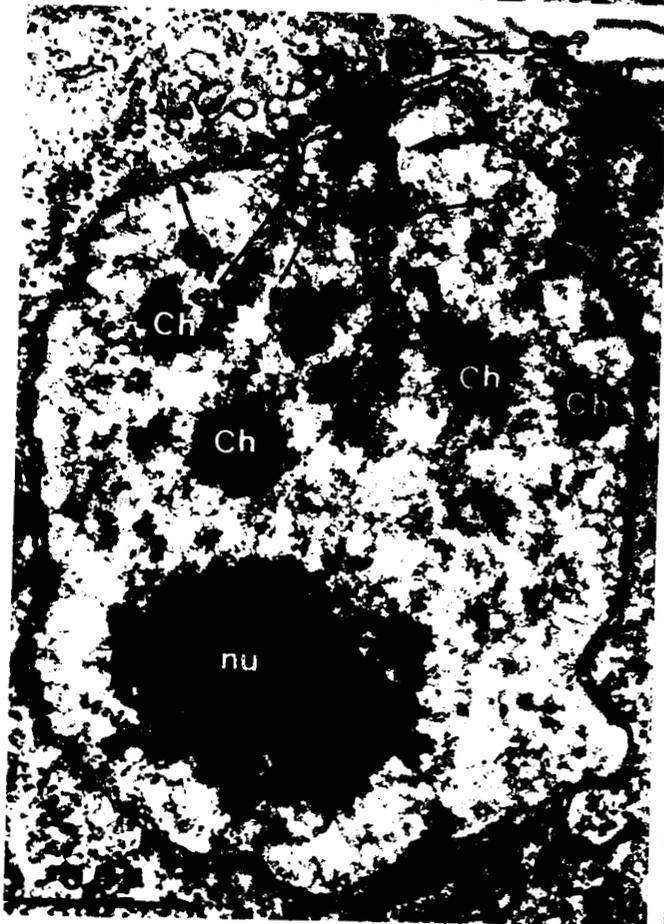
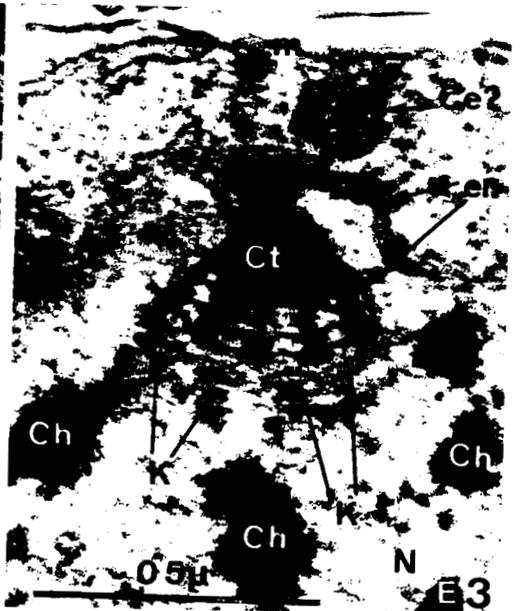
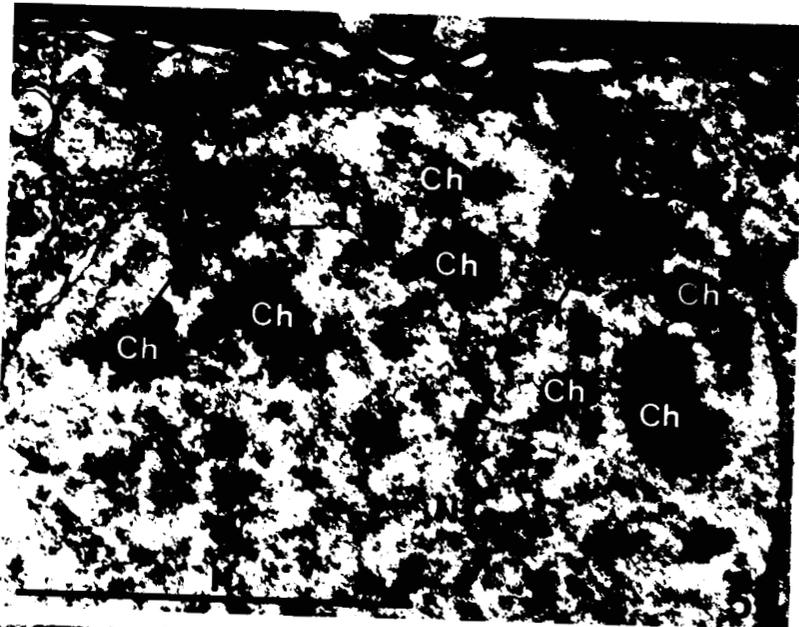


Fig. 58

Le centrocône extranucléaire peut prendre en coupe l'aspect d'une mître. Les microtubules qu'il renferme convergent vers un matériel dense en contact avec les centrioles (flèche courbe). La base du centrocône est longée par une lame dense (double flèche) et les cinétochores ne sont plus reconnaissables.
x 45 000.

Fig. 59

Coupe de centrocône extranucléaire ouvert à l'apex (Flèche courbe) et dont la base est longée à une distance d'environ 40 nm par une formation trilaminée (double flèche).
x 75 000.

Fig. 60

Coupe d'un noyau où le centrocône est intranucléaire et où sont encore présents des microtubules hémifusoriaux. Le nucléole semble étiré vers le pôle (flèche).
x 28 000.

Fig. 61

Centrocône extranucléaire. Les microtubules qu'il renferme (o) s'achèvent au niveau des interruptions qu'ils déterminent dans l'enveloppe nucléaire. Deux cinétochores sont voisins de la base du centrocône et l'un d'eux est, sur ce cliché, en relation avec une motte de chromatine (flèche).
x 48 000.

Fig. 62

Coupe latérale d'un noyau allongé où sont encore présents trois microtubules alignés selon l'axe des pôles. Les chromosomes sont groupés en deux lots, de part et d'autre du nucléole encore unique et central.
x 36 000.

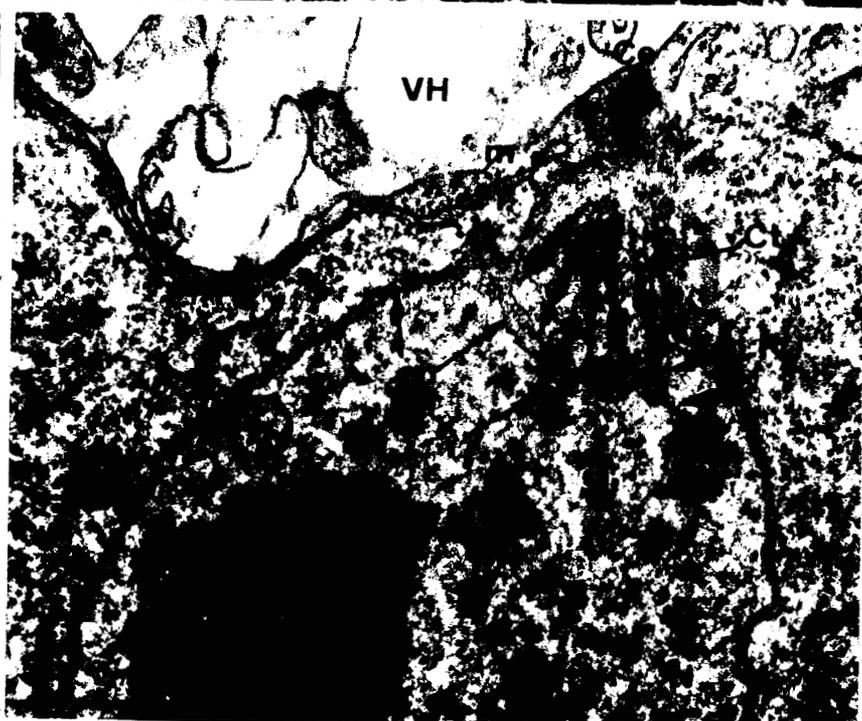
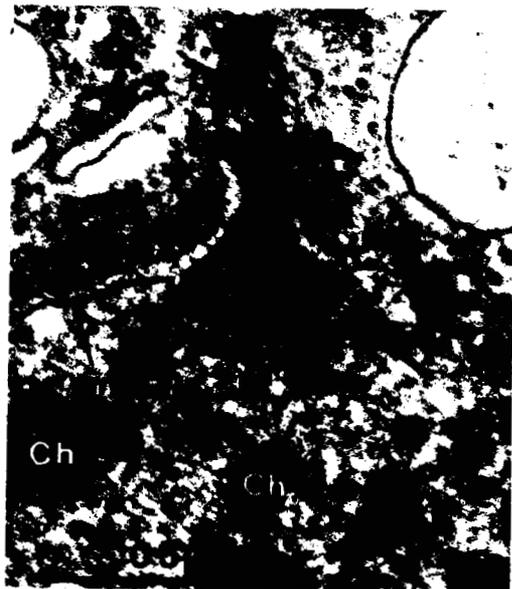
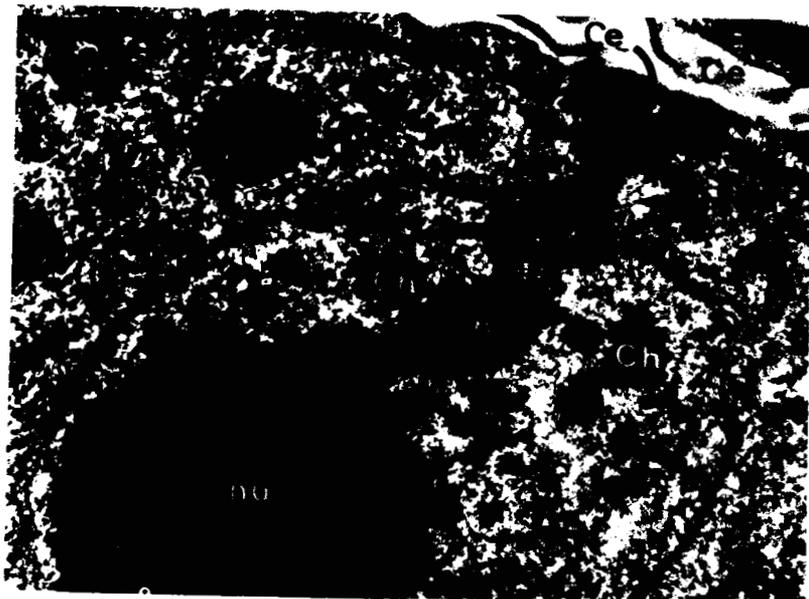


Fig. 63

Noyau en fin de mitose, où les chromosomes sont groupés près des pôles. Les nucléoles sont séparés et un centrocône est visible, de même qu'un centriole accolé à la membrane plasmique. (même échelle que Fig. 64).

x 24 000.

Fig. 64

Image d'un noyau dont une partie est très étirée (flèche) et représente peut-être un pont subsistant entre deux noyaux fils. Un microtubule (o) est présent dans cet étirement.

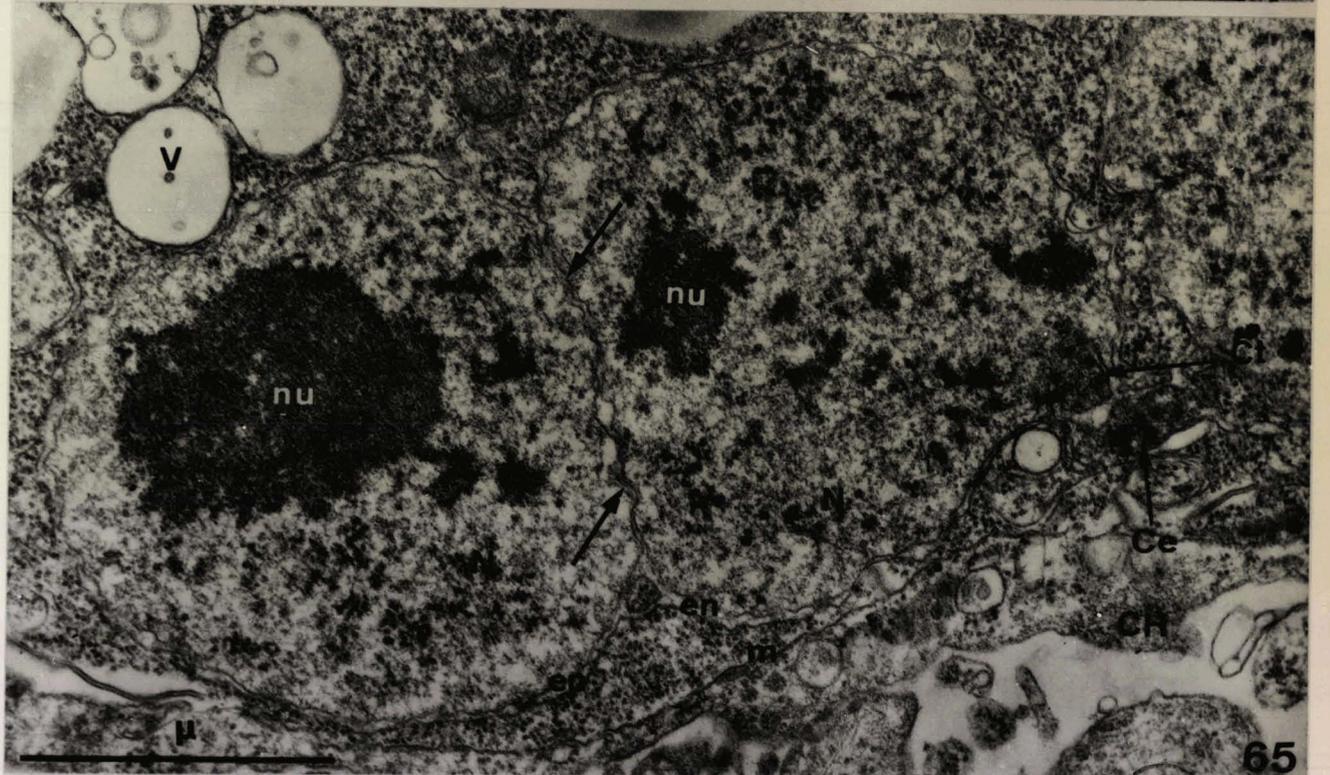
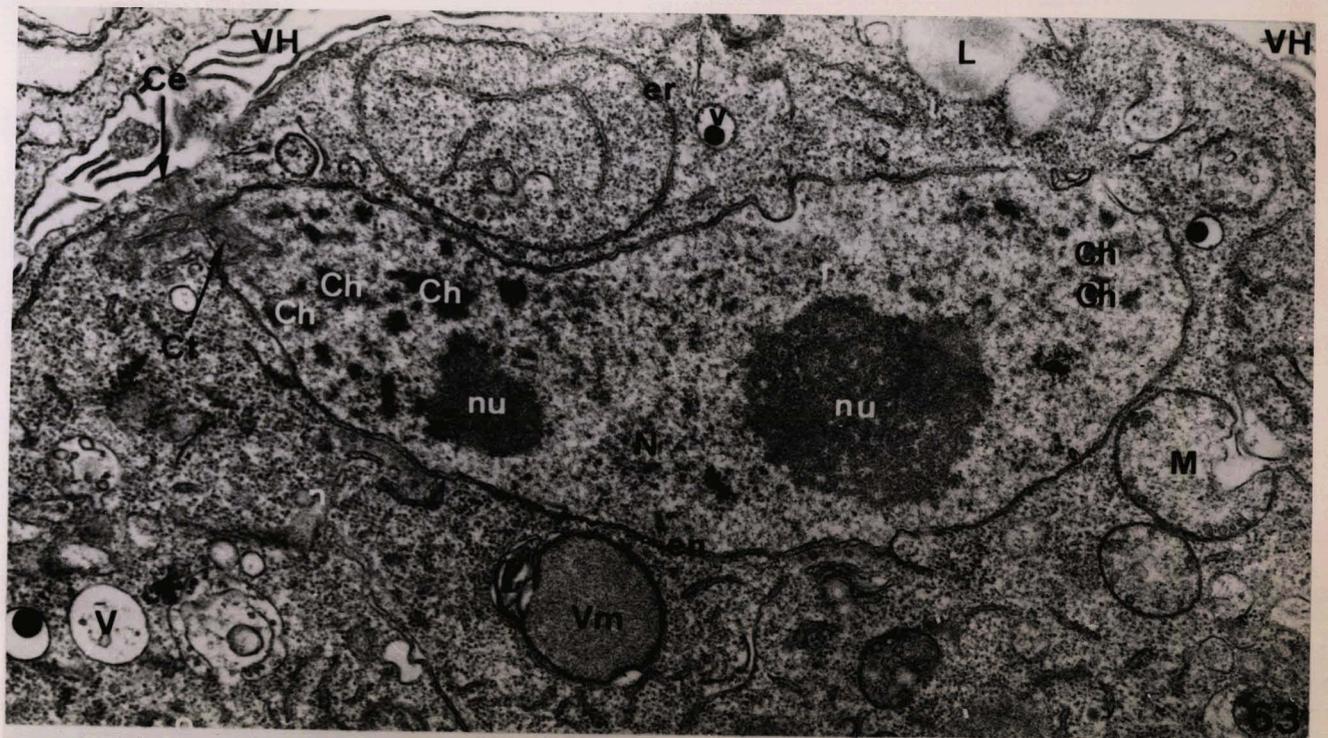
x 24 000.

Fig. 65

Image de la séparation des noyaux fils : la membrane nucléaire interne a isolé les nucléoplasmes (flèches), mais les deux noyaux sont encore dans une membrane externe commune. Un centrocône est encore visible, près d'un centriole accolé à la membrane plasmique.

x 40 000.





810
L.H.S.

Fig. 66

Coupes successives de deux noyaux fils séparés par la membrane nucléaire interne (flèches), et où la mitose suivante a déjà débuté : les centrioles sont dédoublés et sous tendent un court fuseau intranucléaire (*).

x 30 000.

Fig. 67

Stade ultime de la mitose, où ne subsiste qu'une courte communication entre les deux espaces périnucléaires.

x 36 000.

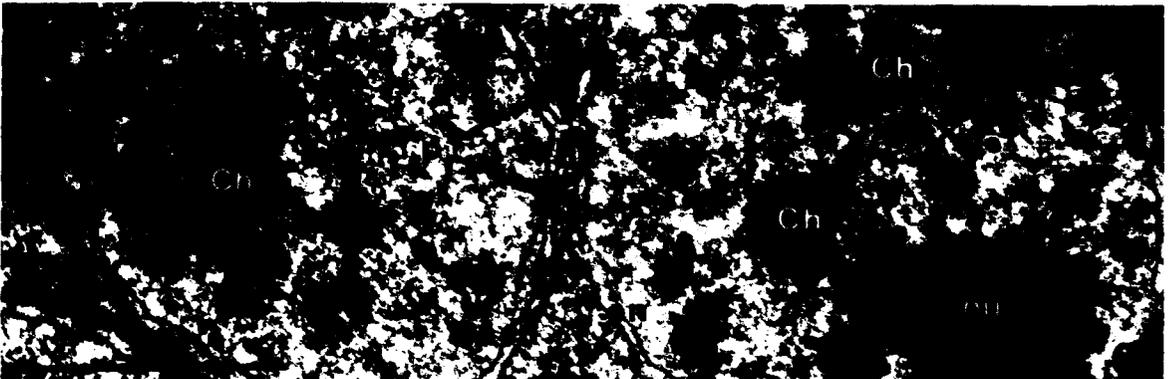
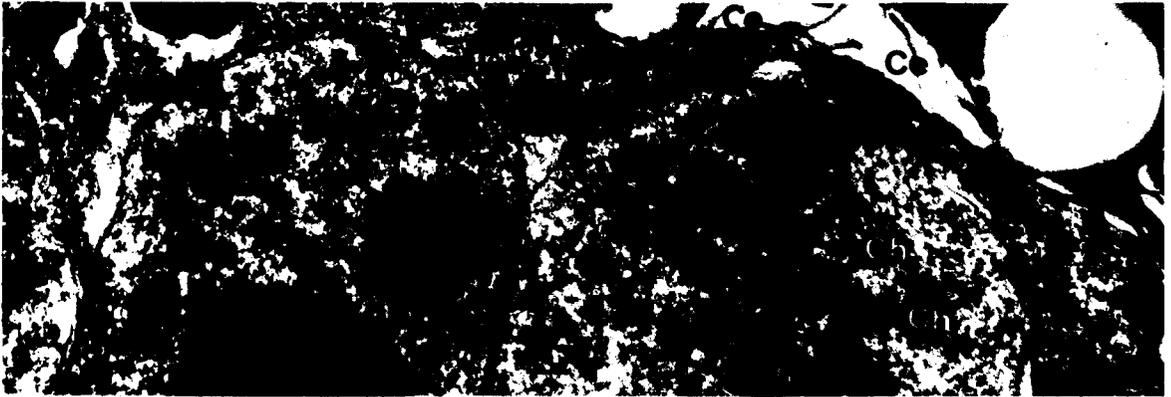


Fig. 68

Schizonte II à la périphérie duquel commencent à apparaître les ébauches des mérozoïtes (flèches).

x 11 000.

Fig. 69

Coupes tangentielles successives d'un schizonte II à un stade précoce de différenciation des mérozoïtes. A proximité d'un centriole apparaît le conoïde entouré par un anneau de structure périodique (flèches) sur lequel s'insèrent des microtubules.

x 66 000.

Fig. 70

Coupes tangentielles successives d'un schizonte à un stade voisin du précédent, où une formation dense (flèches courbes) s'étend entre les centrioles et le futur conoïde qui est représenté par un anneau osmiophile centré autour d'une vésicule (flèche, 70 a). Remarquer l'insertion oblique des microtubules sous pelliculaires.

x 57 000.

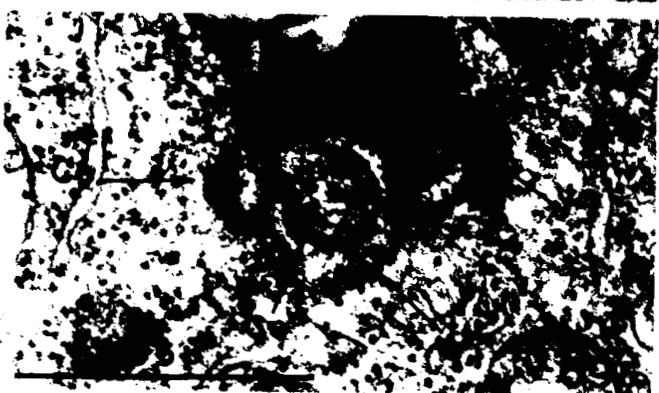
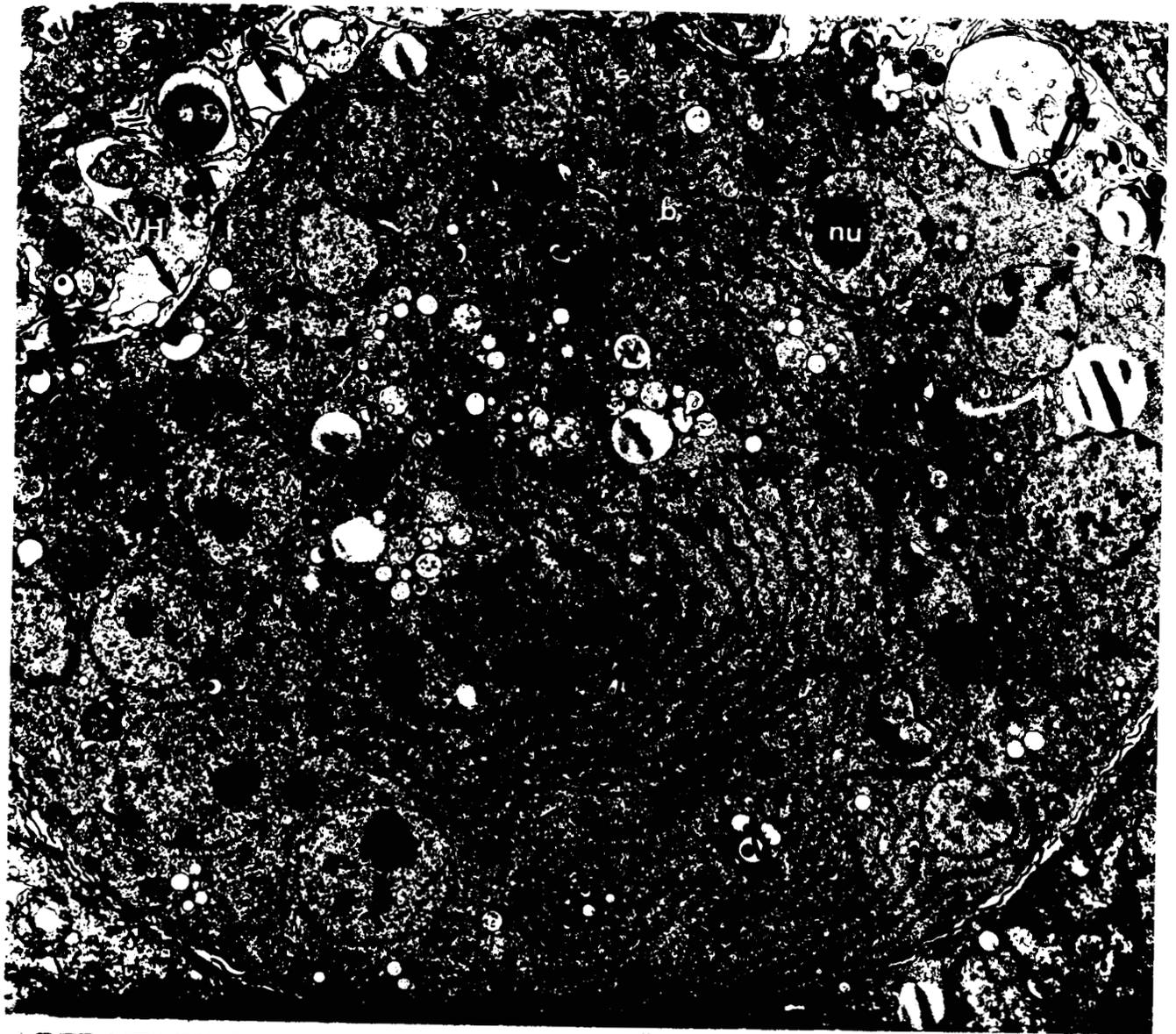


Fig. 71

Coupes subtangentielles successives d'un schizonte II au niveau où commencent à apparaître les formations apicales d'un mérozoïte, en face d'un pôle d'un noyau traversé par un court fuseau.
x 57 000.

Fig. 72

Ebauches de 2 mérozoïtes en face des pôles d'un noyau en cours de mitose : les centrocônes sont extranucléaires et la chromatine est plaquée contre l'enveloppe, à proximité des pôles. Noter la présence d'un dictyosome près de chaque centrocône.
x 42 000.

Fig. 73

Coupes tangentielles successives d'un schizonte II au niveau de l'ébauche d'un mérozoïte. Deux anneaux apicaux concentriques surmontent le conoïde. Celui-ci est entouré par un anneau de structure périodique formé de 11 paires de bâtonnets denses entre chacune desquelles sont présents 3 bâtonnets moins osmio-
philes (flèches, 73 c). Les 22 microtubules sous pelliculaires s'insèrent en "turbine" au-dessus de cet anneau, par paires, entre les bâtonnets denses (73 b). Dans le conoïde sont présents deux microtubules accolés.
x 57 000.



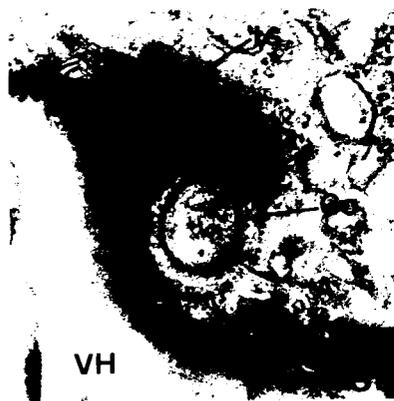
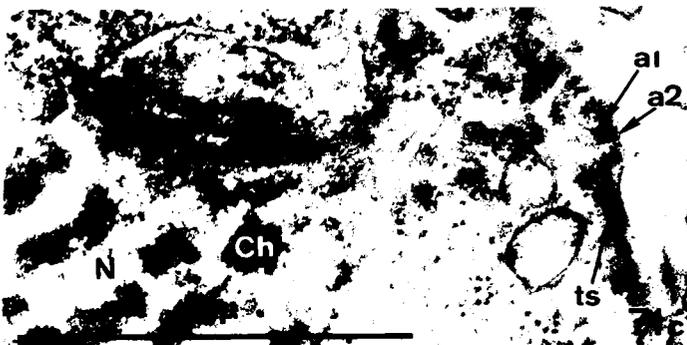


Fig. 74 et 75

Coupes tangentielles successives d'un schizonte au niveau des ébauches de deux mérozoïtes frères (situés aux pôles d'un même noyau).

Une bandelette dense (flèches courbes, 74 a, b, c, 75 b, c, d) s'étend entre la base des centrioles (au-dessus de l'apex du centrocône) et l'intérieur du jeune conoïde.

Les microtubules sous pelliculaires rayonnent en "turbine" sous le conoïde et contre le centrocône apparaît une vésicule au contenu granuleux limitée par une membrane unitaire (VR).

x 66 000.

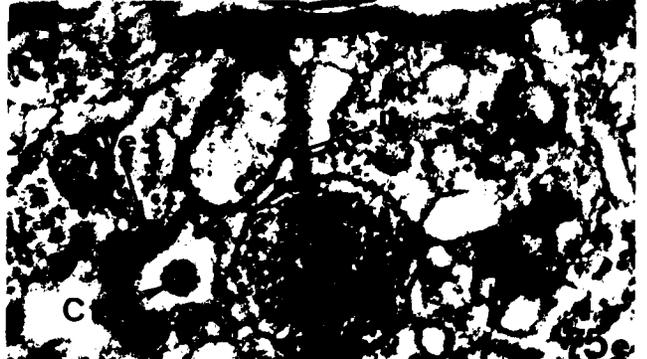
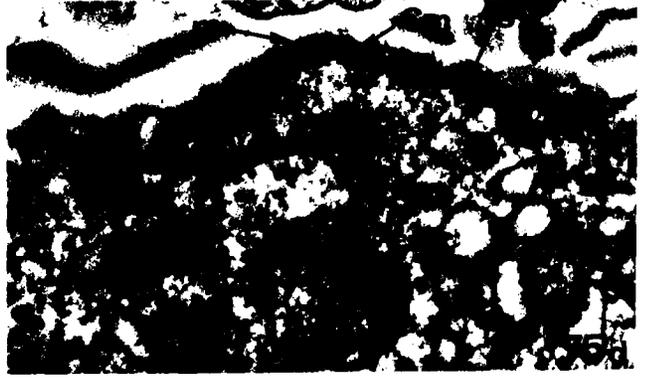
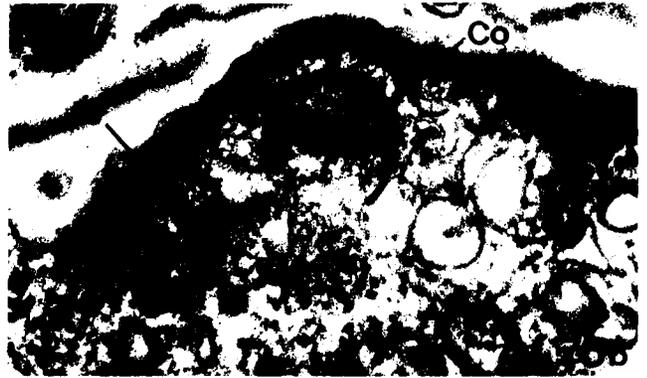
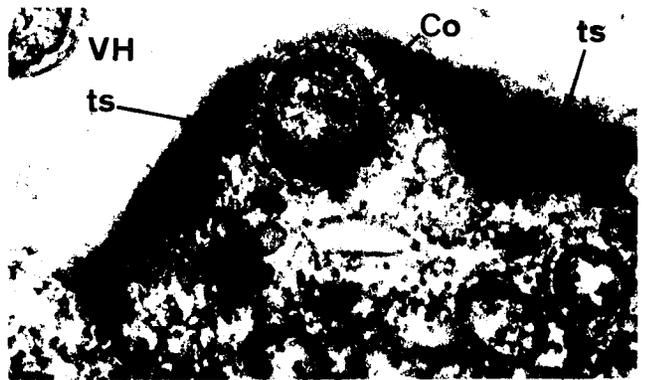


Fig. 76

Coupes transversales successives d'un schizonte II au niveau de l'ébauche d'un mérozoïte. Le complexe membranaire interne est visible, et à la même extension que les microtubules sous-pelliculaires. Il est formé de 2 membranes unitaires accolées, se retournant et se rejoignant aux extrémités (flèches). Sur la figure 76 a, il est représenté d'un côté (encadré, agrandi en encart) par 2 saccules très aplatis, jointifs (flèche courbe). Le jeune conoïde est très court et voisin du diplosome et du centrocône.

x 75 000

(encart : x 125 000).

Fig. 77

Coupe transversale d'un schizonte II au niveau du pôle d'un noyau, quand commencent à apparaître les ébauches des mérozoïtes. Le centrocône est ouvert vers les centrioles (flèche courbe). Sa base est doublée par une formation dense trilaminée (flèche).
x 81 000.

Fig. 78

Coupes transversales d'un schizonte II au niveau de l'ébauche d'un mérozoïte : le conoïde est très court et sa paroi se compose (Fig. 78 b) de deux fibres superposées. La formation fibrillaire reliant la base des centrioles au conoïde est présente (flèche courbe, 78 a).

x 51 000.



76b



BUS
1966

Fig. 79

Coupes tangentielles successives d'un schizonte II au niveau d'un diplosome associé à une formation périodique (flèche) de structure identique à l'anneau observé autour du jeune conoïde (Fig. 69 - 73), mais non circulaire. Entre cette formation et le diplosome est présent un matériel dense (*) et un arc osmiophile représentant peut-être l'ébauche du conoïde (flèche courbe).

x 80 000.

Fig. 80

Autre diplosome du schizonte de la figure 79, où les centrioles sont très écartés et associés à un arc osmiophile (flèche courbe) centré sur une vésicule (double flèche).

x 80 000.

Fig. 81

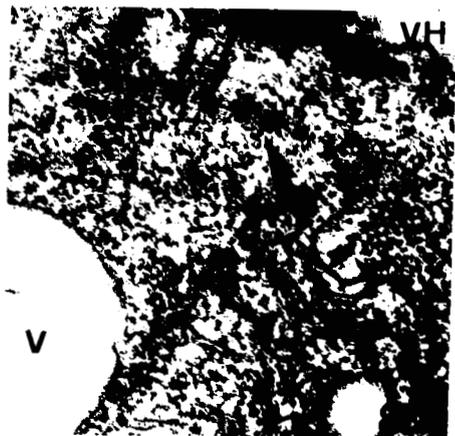
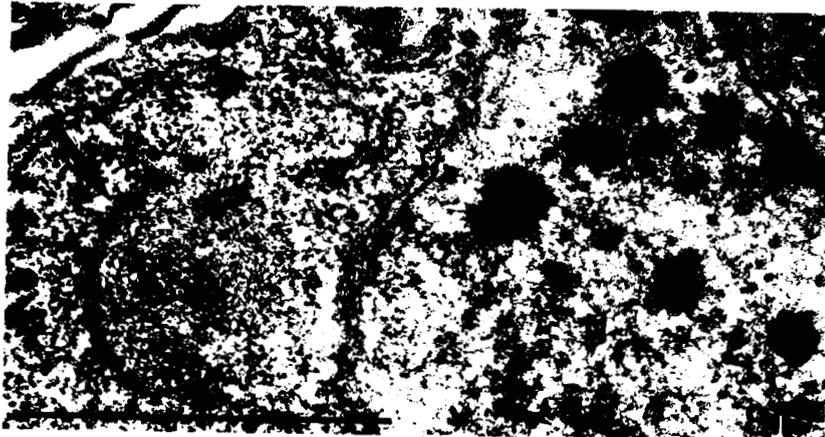
Autre schizonte II où est présente, de part et d'autre d'un noyau, une formation périodique (flèche) de structure comparable aux précédentes, mais où les bâtonnets sont plus allongés (à droite). Elle s'enroule autour d'une zone cytoplasmique finement granuleuse, dépourvue de ribosomes (*).

x 48 000.

Fig. 82

Autre schizonte II renfermant une formation de même période que les précédentes (flèche), mais où le bâtonnet intermédiaire central est absent (petites flèches).

x 48 000.



BUS
LUCIF

- Fig. 83 Schizonte II (découpé en plusieurs éléments), au début du "perlage" des mérozoïtes (flèche).
x 12 000.
- Fig. 84 Ebauche de mérozoïte commençant à se soulever en un dôme centré sur le conoïde.
x 60 000.
- Fig. 85 Même stade qu'à la figure 84. Le complexe membranaire interne s'invagine à une extrémité en une ampoule (flèche) dont le col pourrait préfigurer un micropore.
x 51 000.
- Fig. 86 Image de développement "interne" de mérozoïte II. Le complexe membranaire interne et les microtubules s'enfoncent d'un côté dans le cytoplasme (flèche courbe). Entre le conoïde et les centrioles est présente une bandelette dense (flèche). Le diplosome est ici situé en profondeur contre l'extrémité distale du complexe membranaire interne.
x 45 000.
- Fig. 87 Coupe tangentielle d'un schizonte II au niveau de l'ébauche d'un mérozoïte se développant comme celui de la figure 86. Les formations "superficielles" sont d'un côté appliquées contre le plasmalemme, et, de l'autre, s'enfoncent dans le cytoplasme (flèche courbe). Une baguette dense est présente sous le conoïde (flèche).
x 57 000.

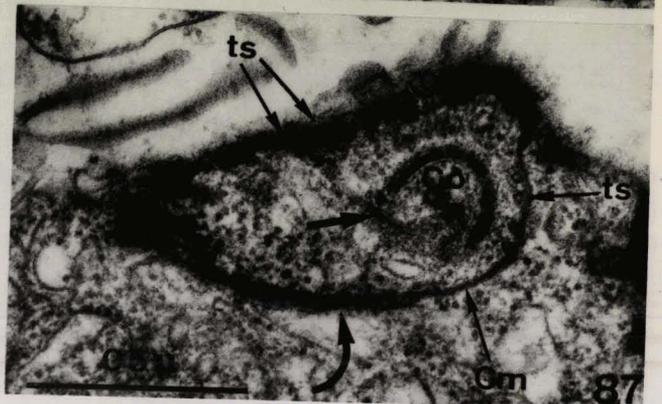
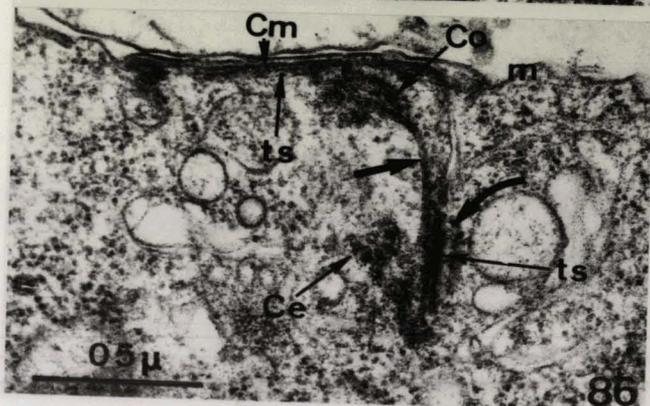
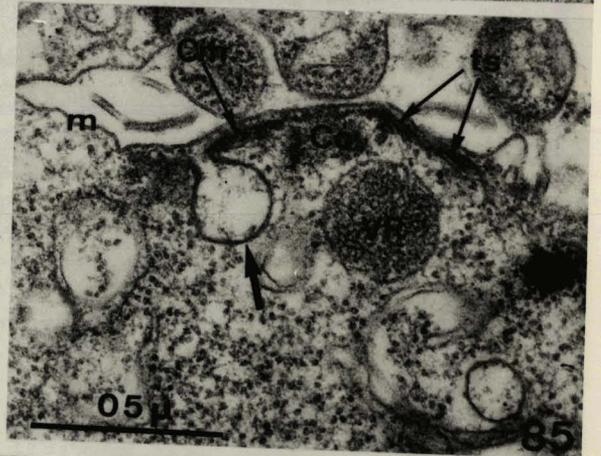
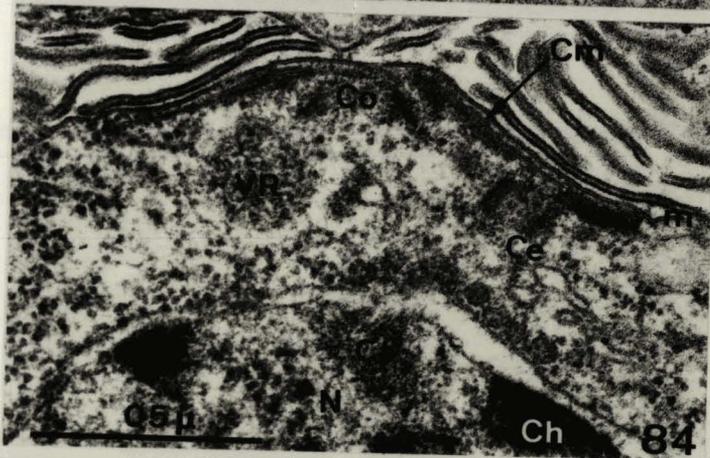
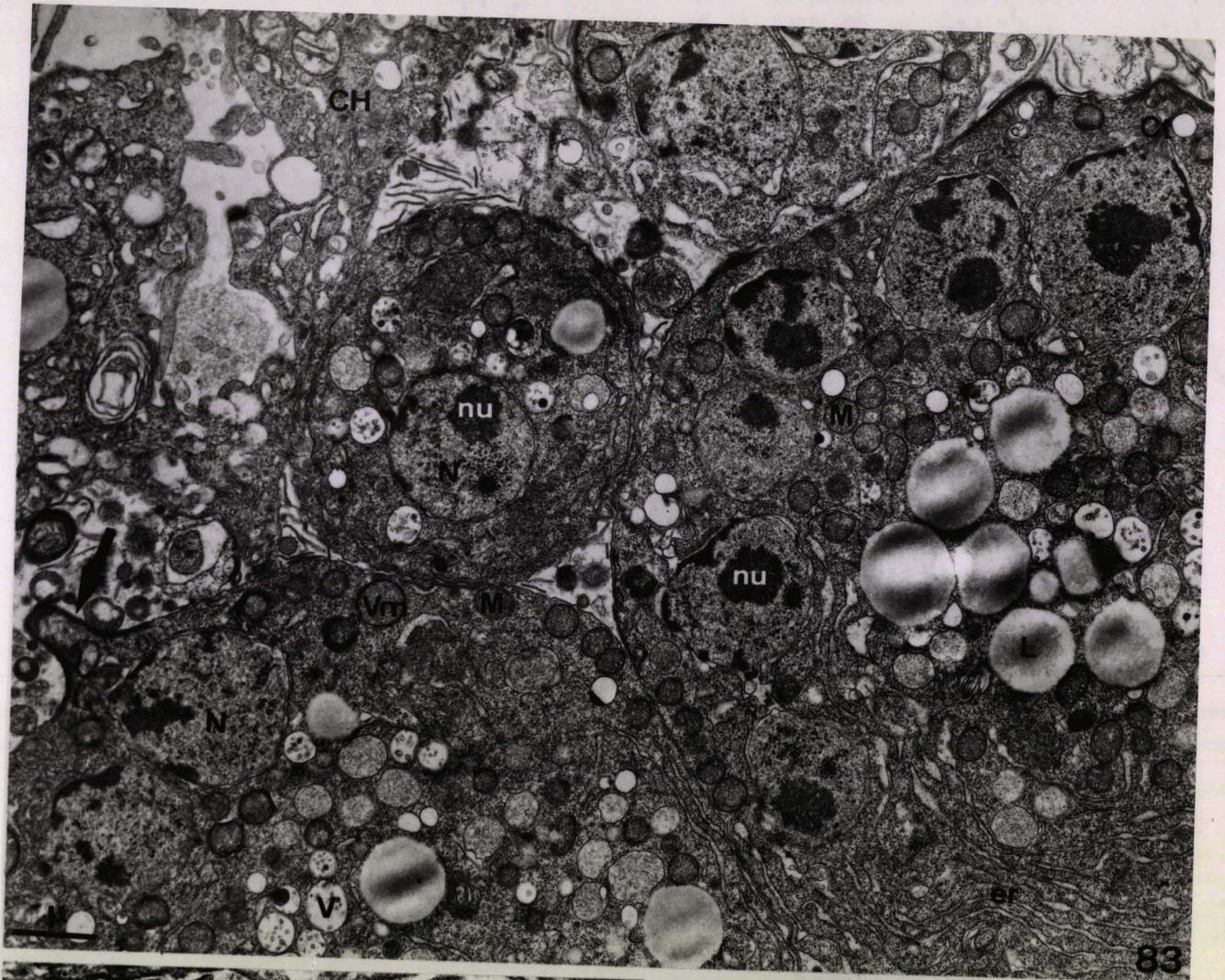


Fig. 88

Coupe oblique de l'apex évaginé d'un mérozoïte II, montrant la disposition spirale très accentuée des microtubules sous pelliculaires.

x 57 000.

Fig. 89

Coupe tangentielle de l'ébauche d'un mérozoïte à un stade ultérieur montrant que les microtubules sous pelliculaires sont associés par paires et encore disposés en spirale.

x 60 000.

Fig. 90

Coupes longitudinales à différents niveaux de l'ébauche d'un mérozoïte II. L'évagination renferme 3 grandes vésicules denses préfigurant les rhoptries, et de petites vésicules osmiophiles (*). Le complexe membranaire interne et les microtubules sous pelliculaires se terminent à la base de l'évagination (flèche, 90 c), et à ce niveau est observé un centriole. Le noyau n'a pas encore commencé à pénétrer dans le futur mérozoïte, dont l'insertion oblique sur le schizonte est à noter.

x 51 000.





U.S. LIAISON

Fig. 91

Coupes successives d'un schizonte II à un stade identique à celui de la figure 90, intéressant plusieurs mérozoïtes en formation. L'un d'eux renferme deux vésicules préfigurant les rhoptries (et une troisième est présente près du dictyosome). Dans le conoïde est visible la trace de deux microtubules accolés (flèche courbe 91 a). Le diplosome est situé à la base de l'évagination, et à ce niveau, des lames du complexe membranaire interne convergent vers l'appareil de Golgi voisin du noyau (flèches).

x 51 000.

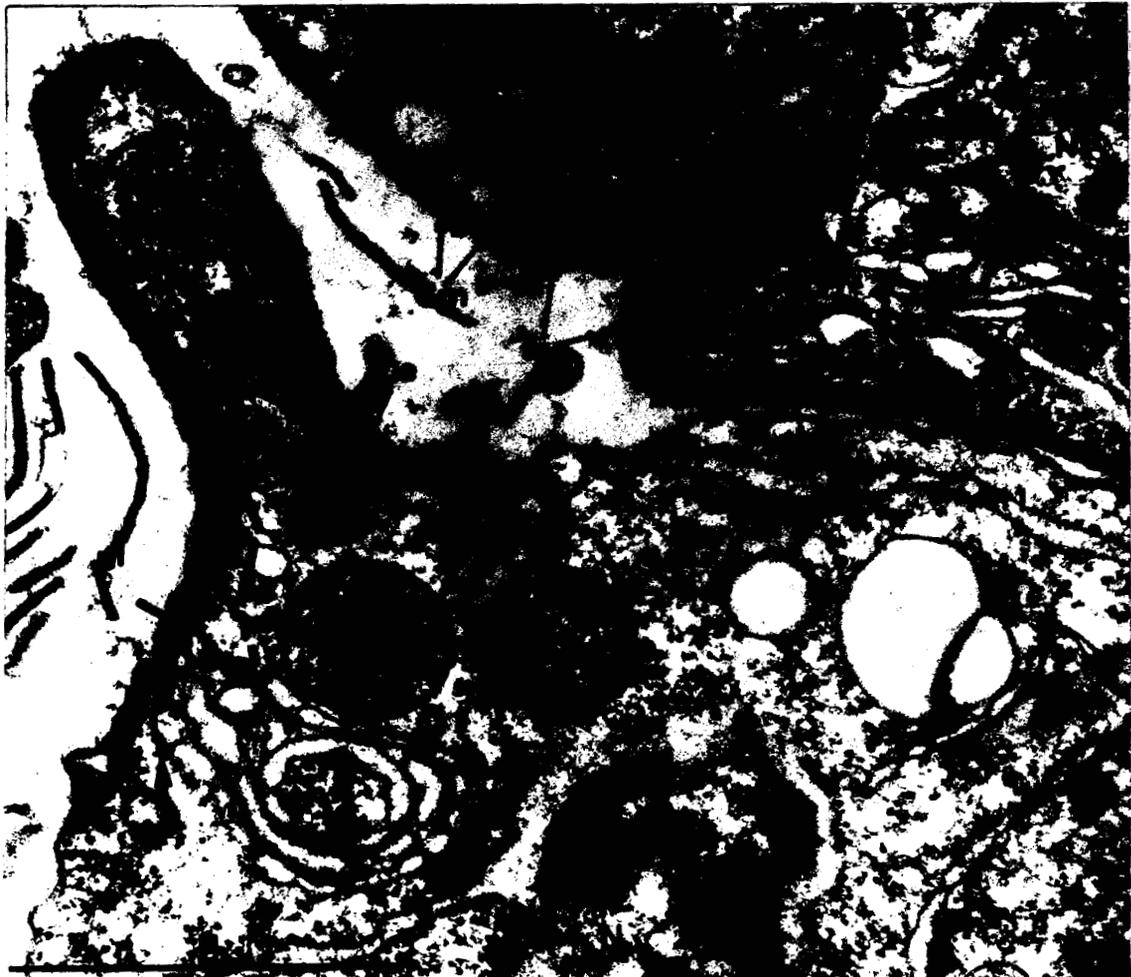


Fig. 92

Schizonte II lors de la pénétration nucléaire dans les ébauches de mérozoïtes (flèches). Coupe semifine, Bleu Azur II.

x 1 100.

Fig. 93

Stade comparable à la figure 92. Les ébauches de mérozoïtes "perlent" à la périphérie du schizonte (flèches).

x 12 000.

Fig. 94

Coupe tangentielle d'un mérozoïte en cours d'évagination. Une lame issue du complexe membranaire interne forme une vésicule à son extrémité (flèche), suivie par un saccule compartimenté (double flèche).

x 69 000.

Fig. 95

Coupe transversale de l'extrémité postérieure d'un mérozoïte à un stade analogue au précédent, et, comme lui, inséré obliquement sur le schizonte. Les lames du complexe membranaire interne sont formées de saccules incomplètement collapsés (flèches) dont une extrémité se glisse entre une paire de microtubules sous pelliculaires et le plasmalemme.

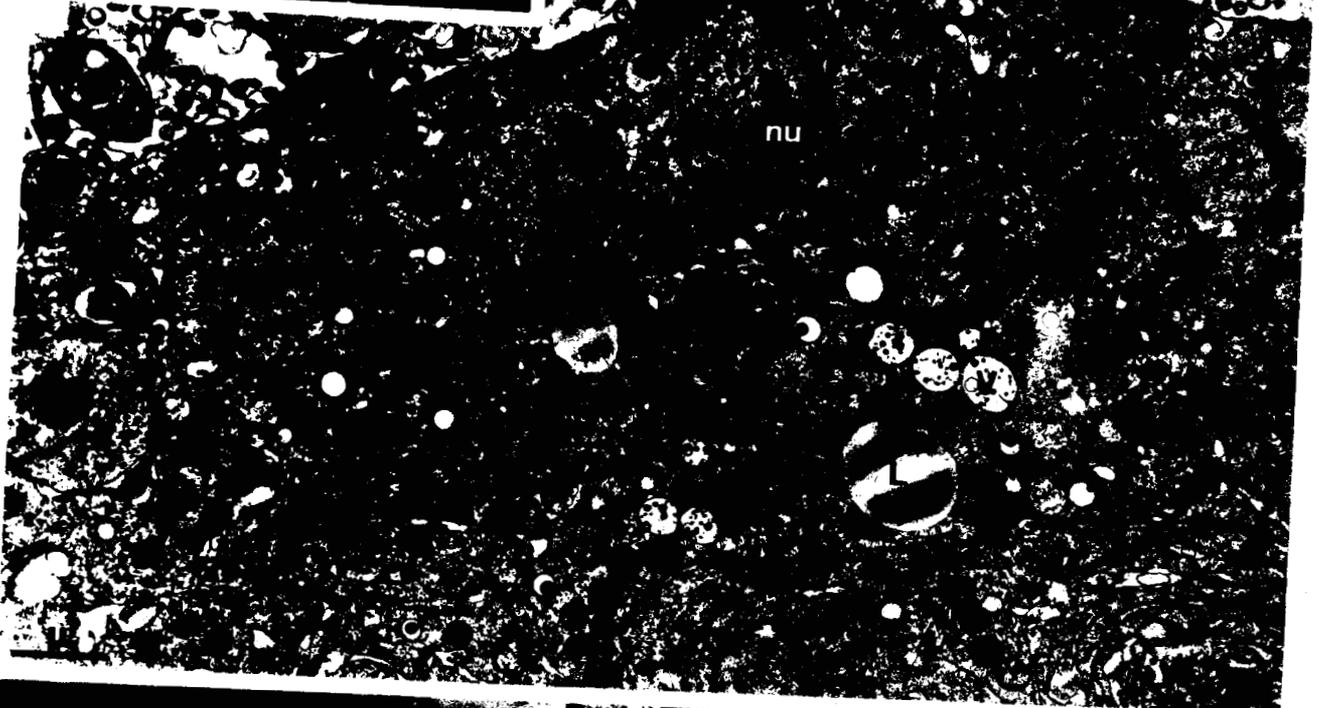
x 75 000.

Fig. 96

Coupe longitudinale oblique d'un mérozoïte à un stade légèrement postérieur à celui de la figure 97, passant par un diplosome situé dans la partie médiane de l'évagination et proche du plasmalemme.

x 42 000.





311

Fig. 97

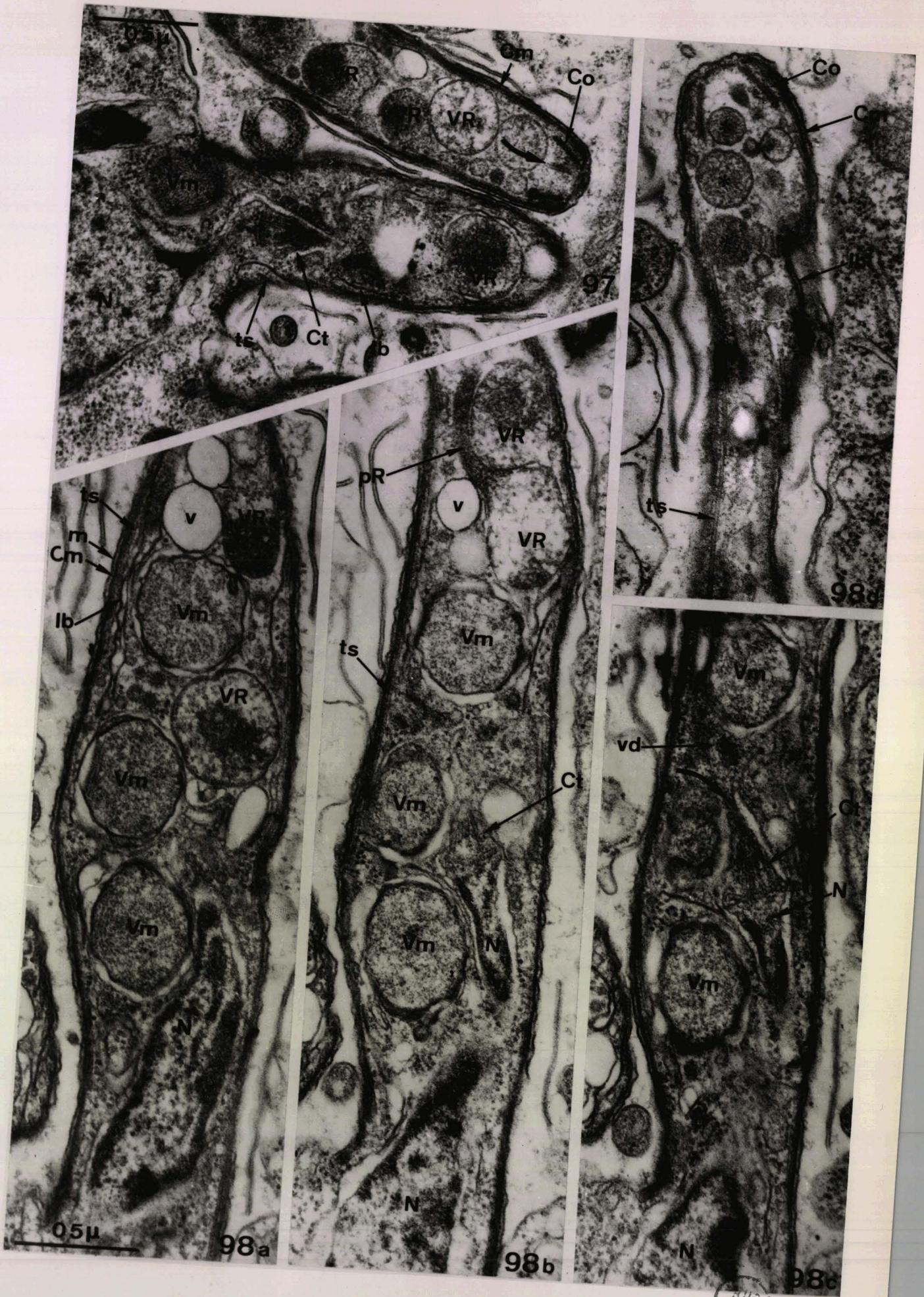
Coupe longitudinale de mérozoïtes II lors du début de la pénétration nucléaire : le centrocône est entré dans l'évagination et est suivi par le noyau, très étranglé dans la partie proximale. A l'intérieur d'un conoïde sont visibles deux microtubules accolés (flèche).

x 42 000.

Fig. 98

Coupes longitudinales à différents niveaux de l'ébauche d'un mérozoïte à un stade postérieur à celui de la figure 97. L'évagination est plus allongée ; le noyau a plus largement pénétré, à la suite du centrocône qui est ouvert à l'apex (Flèche courte, 98 c). Trois vésicules osmiophiles préfigurant les rhoptries sont présentes à la partie antérieure et l'une d'elle émet un pédoncule vers le conoïde (Fig. 98 b). Leur contenu est hétérogène et se condense par places. De petites vésicules denses (*) existent également auprès du conoïde. Trois vacuoles plurimembranaires ont pénétré dans l'évagination.

x 51 000.



BUS
 LILLE

Fig. 99

Coupes transversales à divers niveaux de mérozoïtes II à un stade comparable à celui de la figure 98. Les microtubules du centrosôme sont visibles dans l'un d'eux.
x 57 000.

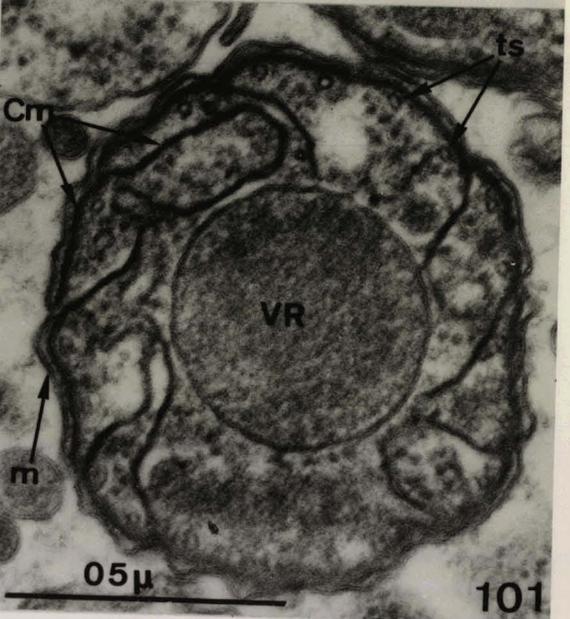
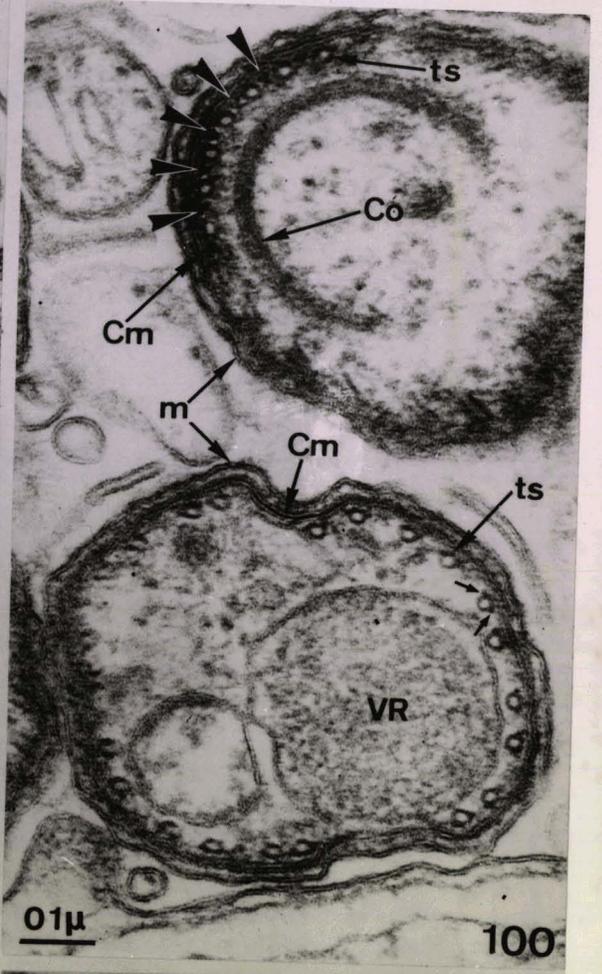
Fig. 100

Coupe transversale de l'apex de deux mérozoïtes II au même stade que ci-dessus : à l'extrémité apicale, les microtubules sous pelliculaires sont séparés par des formations denses en X (flèches) ; plus bas, ils sont groupés par paires et présentent de petites expansions latérales (petites flèches). Le complexe membranaire interne est entièrement appliqué contre le plasmalemme.
x 100 000.

Fig. 101

Coupe transversale de mérozoïte II au même stade que ci-dessus, à un niveau inférieur : le complexe membranaire interne est formé de lames bimembranaires ondulant dans le cytoplasme, et dont une extrémité se glisse entre le plasmalemme et une (ou deux) paire de microtubules sous pelliculaires.
x 75 000.





BUS
LILLF.

Fig. 102

Coupes transversales successives de l'apex d'un mérozoïte II au même stade qu'à la figure 98 : à l'extrémité antérieure, les microtubules sous pelliculaires sont séparés par des formations denses en X (flèches, 102 e) dont la longueur ne dépasse pas l'épaisseur d'une coupe. Dans le conoïde sont présents deux microtubules accolés, et une fibre dense spiralée se terminant auprès de leur extrémité apicale (flèches courbes 102 d à h). Le complexe membranaire interne est entièrement appliqué contre le plasmalemme.
x 85 000.

Fig. 103

Coupes transversales à des niveaux successifs d'un mérozoïte II au même stade que ci-dessus. Dans la région antérieure (103 a), le complexe membranaire interne est appliqué contre le plasmalemme. Plus bas il est formé de lames cytoplasmiques dont une extrémité se glisse sous une ou plusieurs paires de microtubules. Certaines de ces lames sont limitées de part et d'autre et entièrement appliquées contre le plasmalemme (flèches courtes, 103 b, c, d, f) ; d'autres sont libres aux deux extrémités (flèche longue, 103 f). Deux micropores sont présents (103 d, 103 f).
x 51 000.



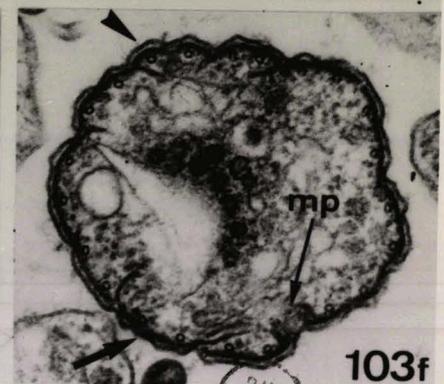
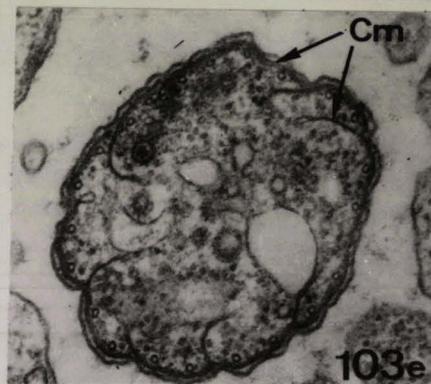
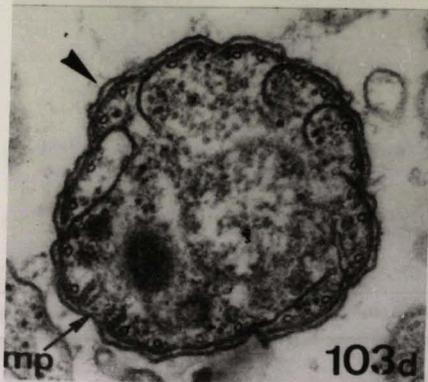
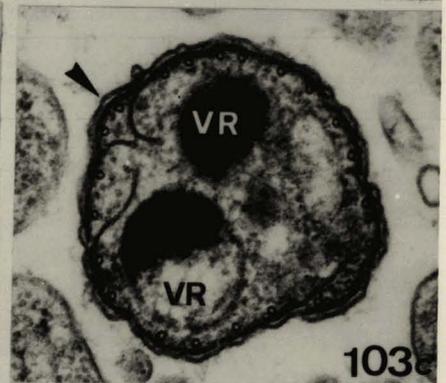
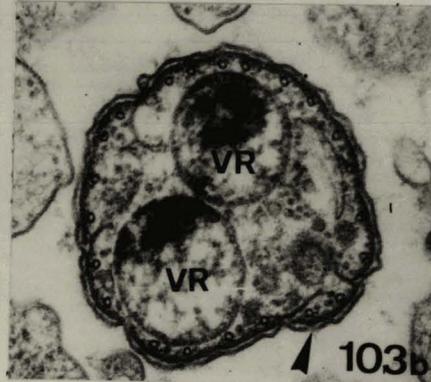
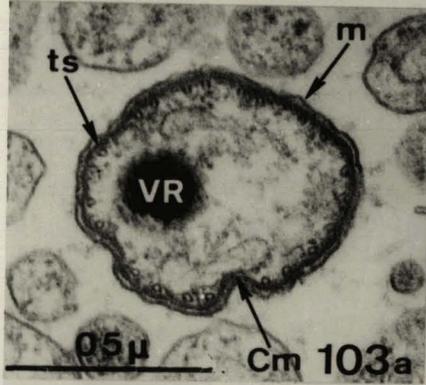
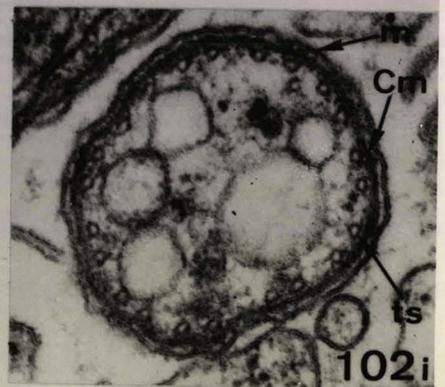
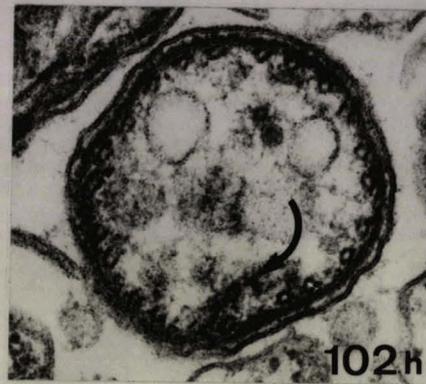
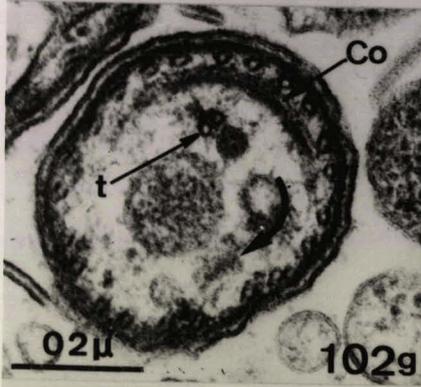
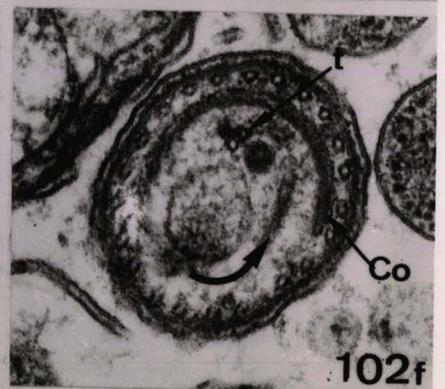
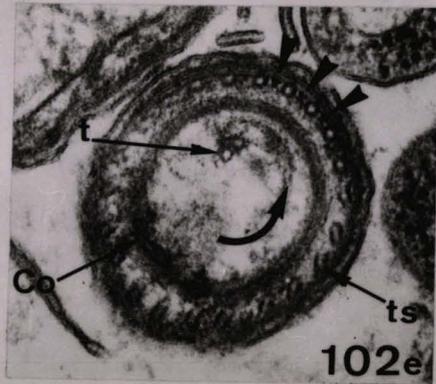
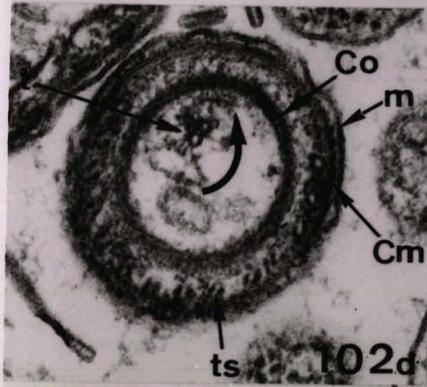
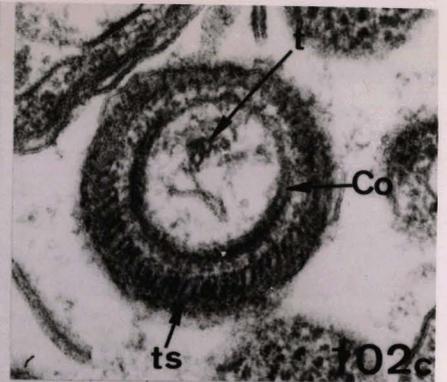
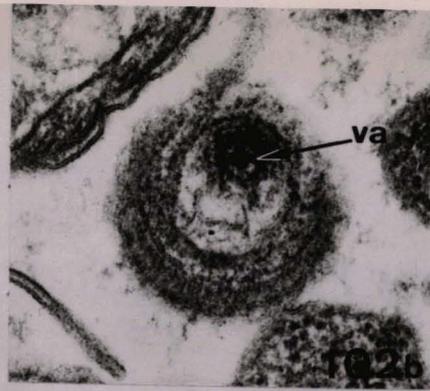
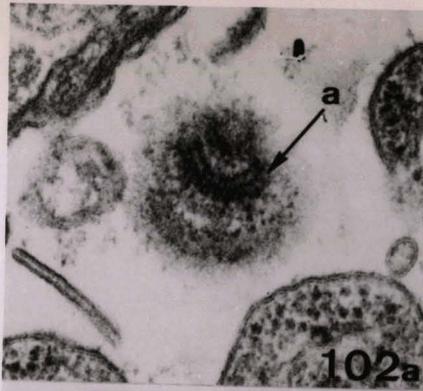
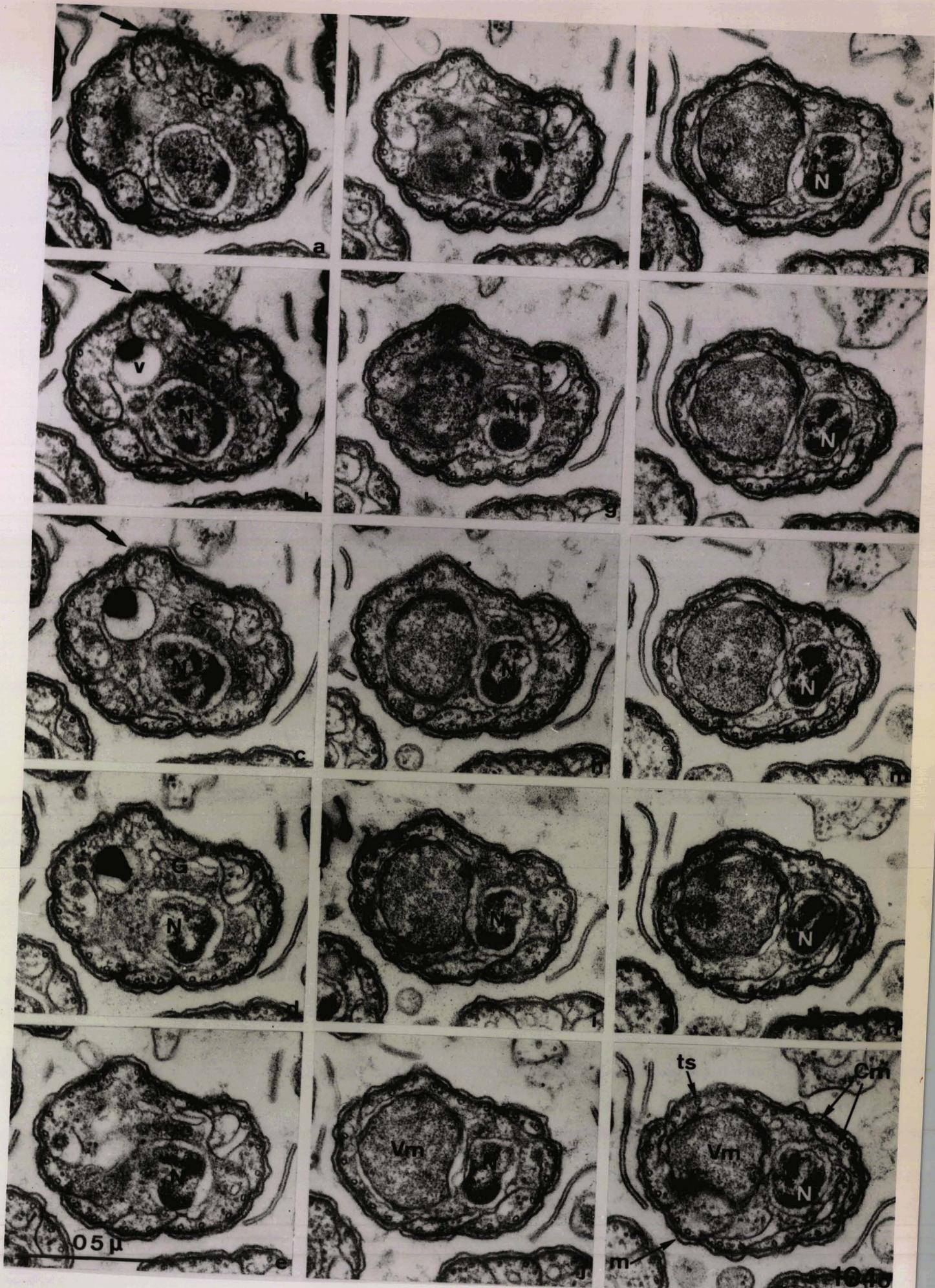


Fig. 104

Coupes transversales successives de l'un des mérozoïtes du schizonte présenté à la figure 99, au niveau de l'apex du noyau (la base du centrocône est sur la figure 104 a). Le dictyosome est séparé de l'enveloppe nucléaire par une nappe de vésicules de 50 nm (104 a, b, c, d, e). Les lames du complexe membranaire interne peuvent être suivies sur les coupes successives : leurs soudures et leurs sens de recouvrement varient selon les niveaux. Par exemple, la lame fléchée en 104 a, b, c, est libre aux extrêmités, puis, plus bas, soudée de part et d'autre à ses voisines. D'autre part, les extrêmités libres des lames semblent converger vers la région golgienne.

x 57 000.





BUS
 L.H.F.

Fig. 105

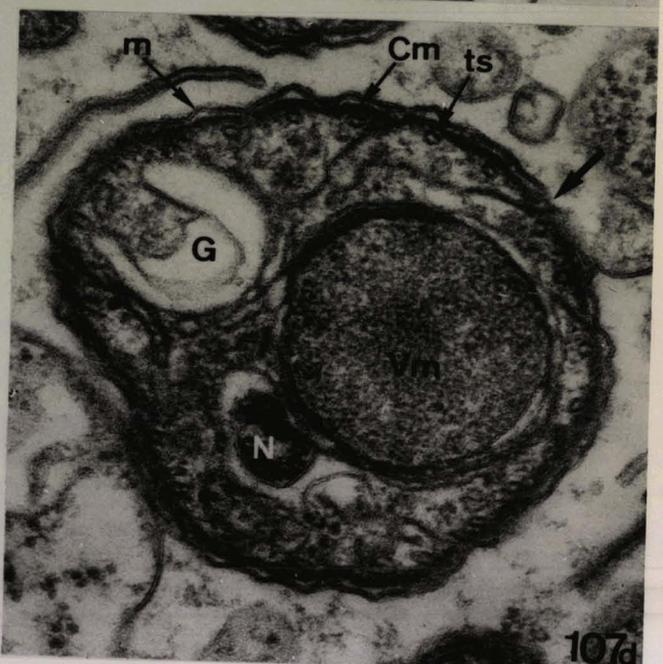
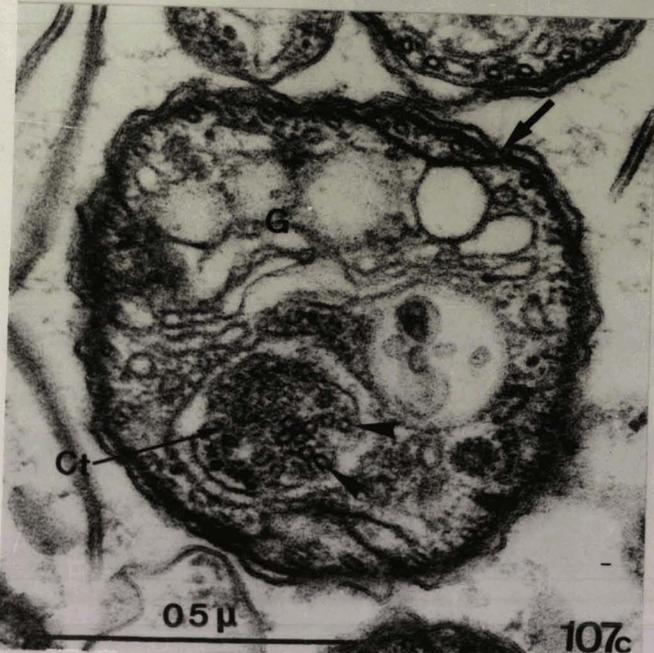
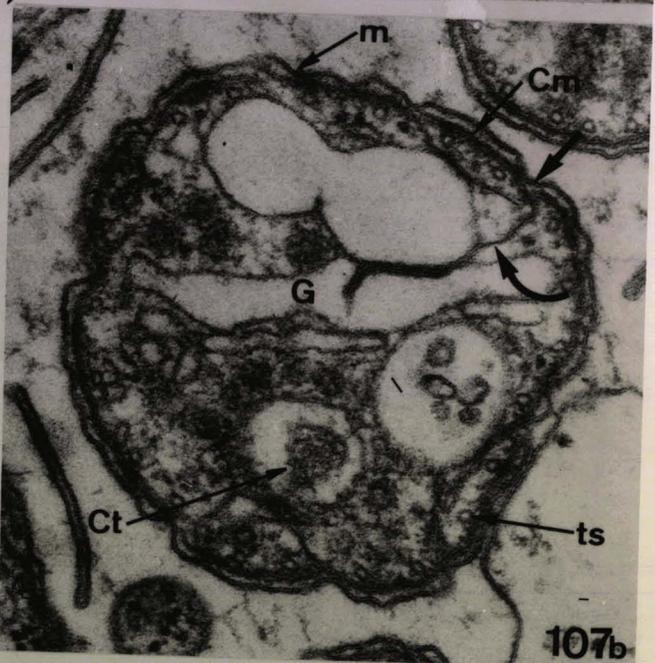
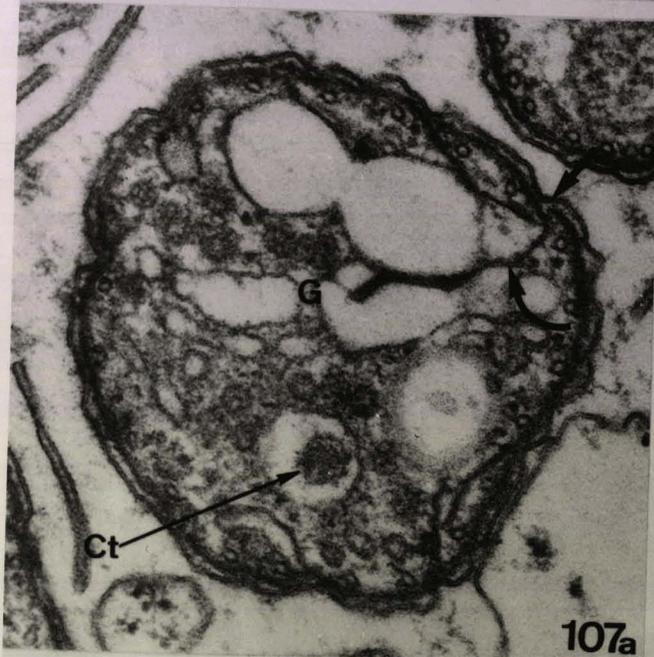
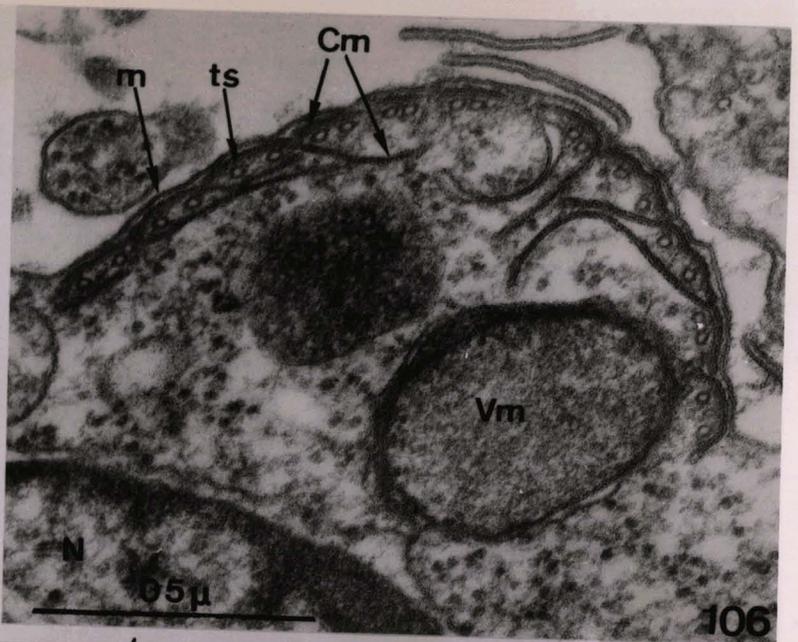
Coupe transversale de mérozoïte lors de la pénétration nucléaire montrant la relation de proximité entre une lame du complexe membranaire interne (flèche) et les saccules du dictyosome.
x 42 000.

Fig. 106

Coupe transversale de la base d'un mérozoïte inséré obliquement sur le schizonte : ici, les onze paires de microtubules sous pelliculaires sont encore présentes, contre la paroi (comparer avec 108).
x 75 000.

Fig. 107

Coupes transversales à plusieurs niveaux dans la zone golgienne d'un mérozoïte au même stade qu'à la figure 98 (107 a et b, coupes successives). Le dictyosome est en relation avec l'enveloppe nucléaire du centrocône par l'intermédiaire d'une nappe de vésicules de 50 nm. Les microtubules du centrocône sont visibles (flèches courtes, 107c). L'extrémité libre d'une lame du complexe membranaire interne est glissée entre deux saccules golgiens auxquels elle s'accôle (flèche courbe, 107 a et b). Cette même lame recouvre le bord de sa voisine (flèches, 107 a et b), mais ce recouvrement s'inverse plus bas (Flèches 107 c et d).
x 85 000.

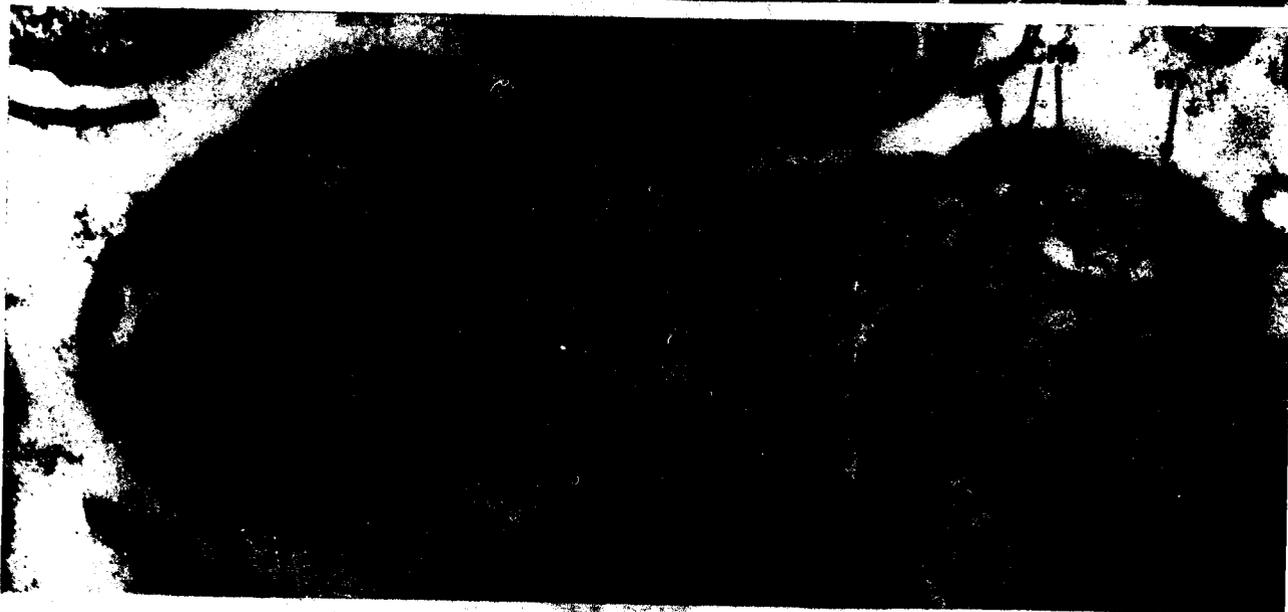


BUS
LILLE

Fig. 108

Coupes transversales à divers niveaux de mérozoïtes du schizonte présenté à la figure 99, à la hauteur de leur insertion oblique sur le reliquat cytoplasmique. Le nombre de microtubules sous pelliculaires décroît progressivement (Fig. 108 b, c, d, e). Les lames du complexe membranaire interne convergent vers la région centrale, recouvrant les bords d'une lame médiane entièrement appliquée contre le plasmalemme (flèche, 108 b, c, e).
x 95 000.





SMITHSONIAN INSTITUTION

Fig. 109 Coupe transversale de la base de l'ébauche d'un mérozoïte, où les onze paires de microtubules (petites flèches), sont présentes d'un seul côté, contre la paroi.
(Même échelle que la figure 110).
x 60 000.

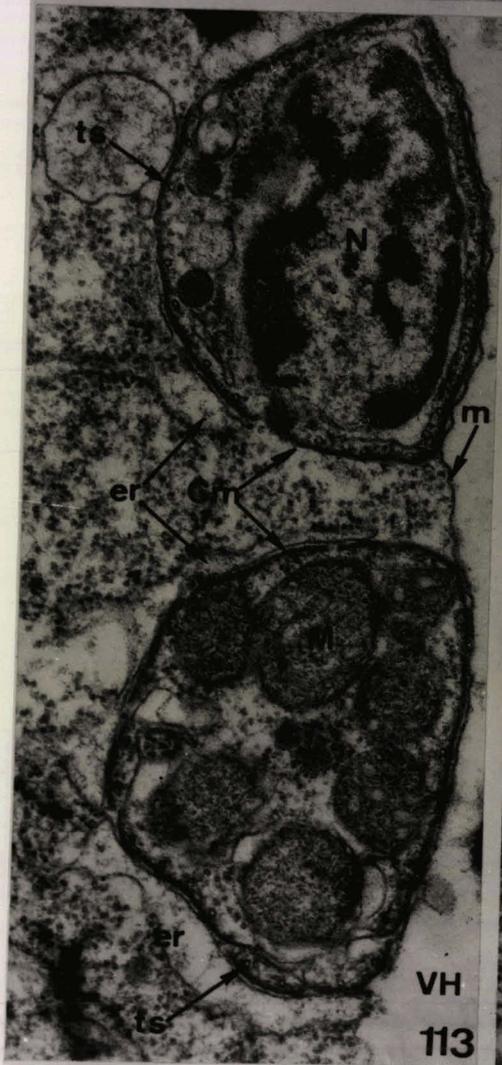
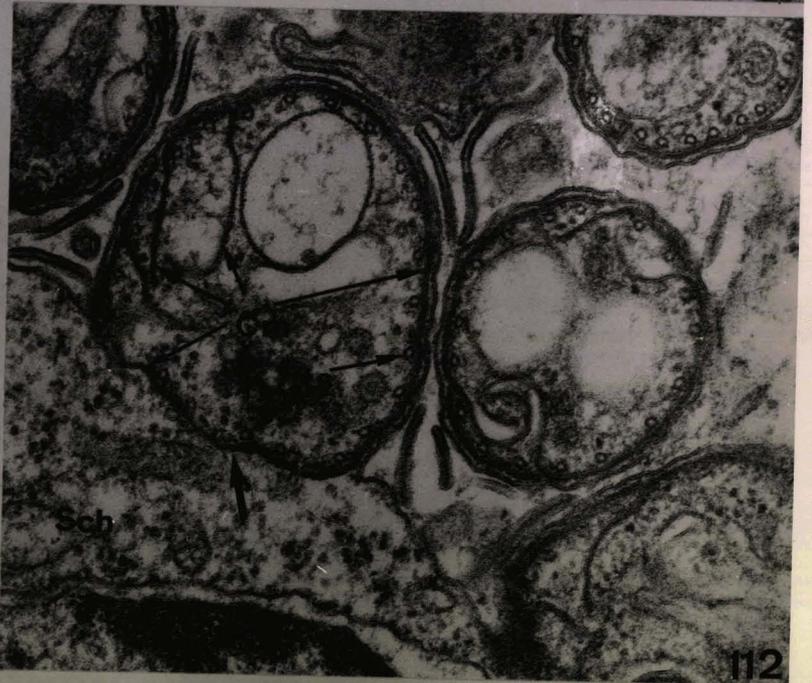
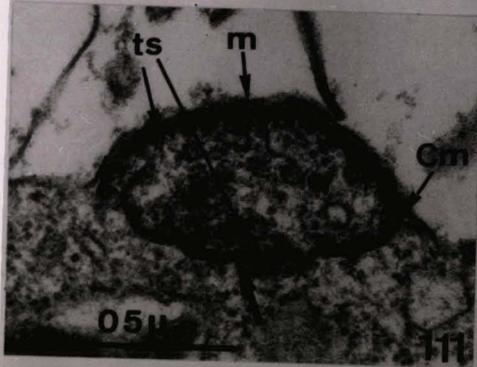
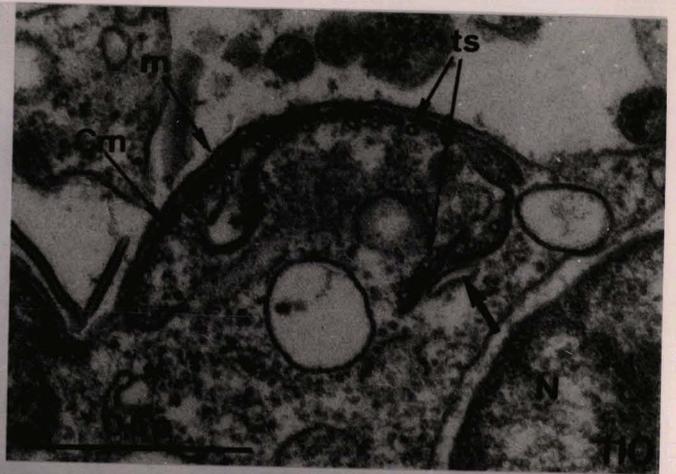
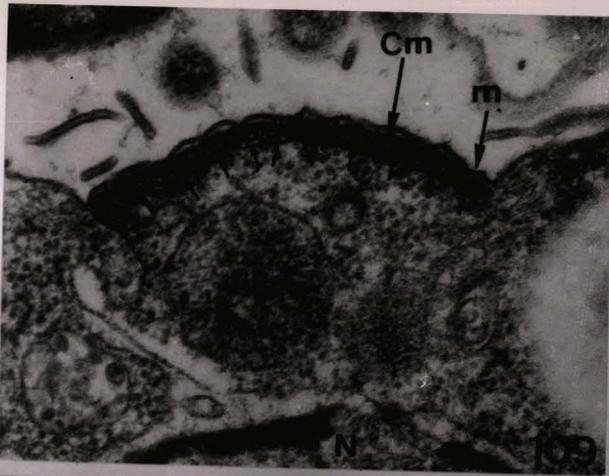
Fig. 110 Coupe transversale de l'ébauche d'un mérozoïte dont le complexe membranaire interne accompagné de deux paires de microtubules se recourbe vers le cytoplasme et s'écarte ainsi du plasmalème (flèche).
x 60 000.

Fig. 111 Coupe transversale de l'ébauche d'un mérozoïte dont le complexe membranaire interne est refermé dans le cytoplasme.
(flèche).
x 54 000.

Fig. 112 Stade postérieur au précédent, où le mérozoïte s'individualise mais où le complexe membranaire interne est encore partiellement disjoint du plasmalème (flèche).
(Même échelle que la figure 110).
x 60 000.

Fig. 113, 114 Images de développement "interne" à un stade très avancé : le noyau et des mitochondries ont pénétré dans les futurs mérozoïtes, qui ne sont recouverts par le plasmalème que sur un côté.
x 45 000.





114

Fig. 115

Schizonte II où les noyaux ont largement pénétré dans les futurs mérozoïtes. Le dictyosome est situé sur la face supérieure du noyau duquel il est séparé par une rangée de vésicules, et des saccules s'étendent vers la région antérieure du mérozoïte (flèche). Les fibres constitutives d'un conoïde sont visibles (petites flèches).
x 42 000.

Fig. 116

Coupe longitudinale de mérozoïte à un stade voisin de ci-dessus, montrant également l'extension du dictyosome (les deux parties visibles sur cette coupe se rejoignent probablement dans un autre plan).
x 45 000.

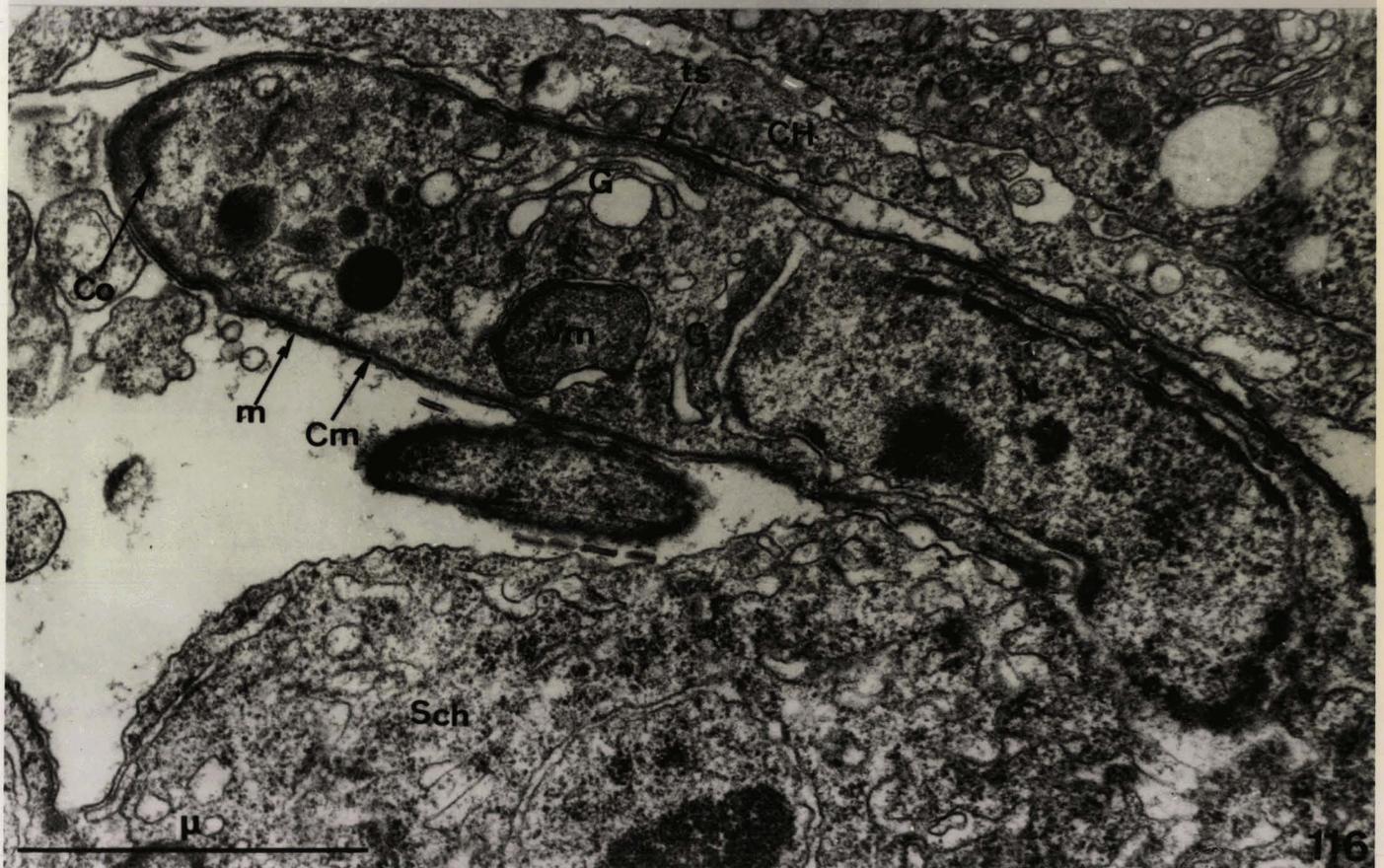
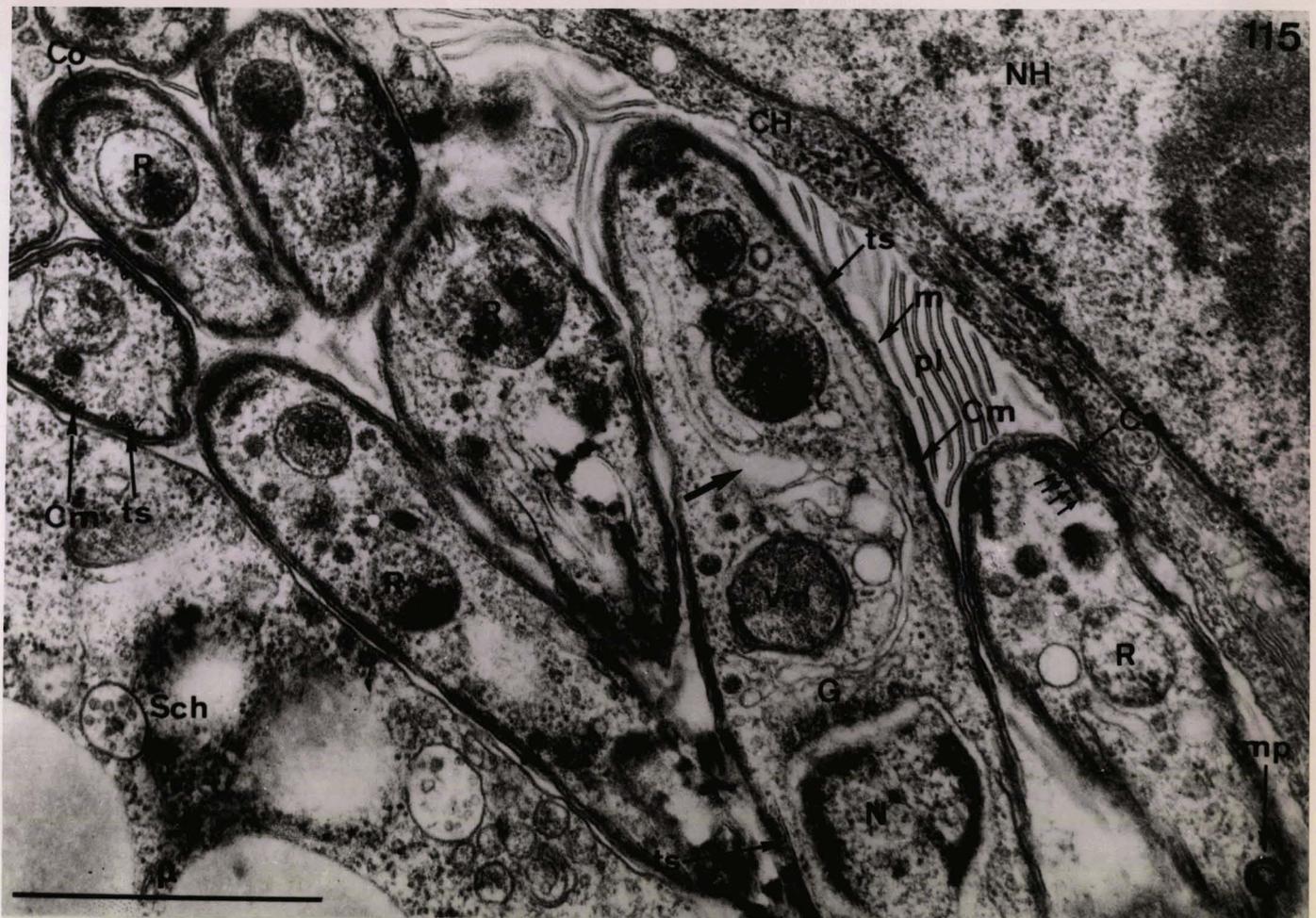


Fig. 122

Coupe oblique de l'ébauche d'un mérozoïte où le noyau a largement pénétré. Ce centrocône est encore présent.
x 45 000.

Fig. 123

Stade tardif de la dernière mitose : les deux pôles du noyau pénètrent largement dans deux ébauches de mérozoïte (flèches).
x 24 000.

Fig. 124

Coupe de schizonte II lors du pincement postérieur et de la libération des mérozoïtes dans la vacuole hôte. Une extrémité postérieure est visible (flèche). Dans le mérozoïte voisin, le centrocône est encore présent, et il apparaît quelques micronèmes et des grains de paraglycogène. (DUBREMETZ 1971 b).
x 42 000.



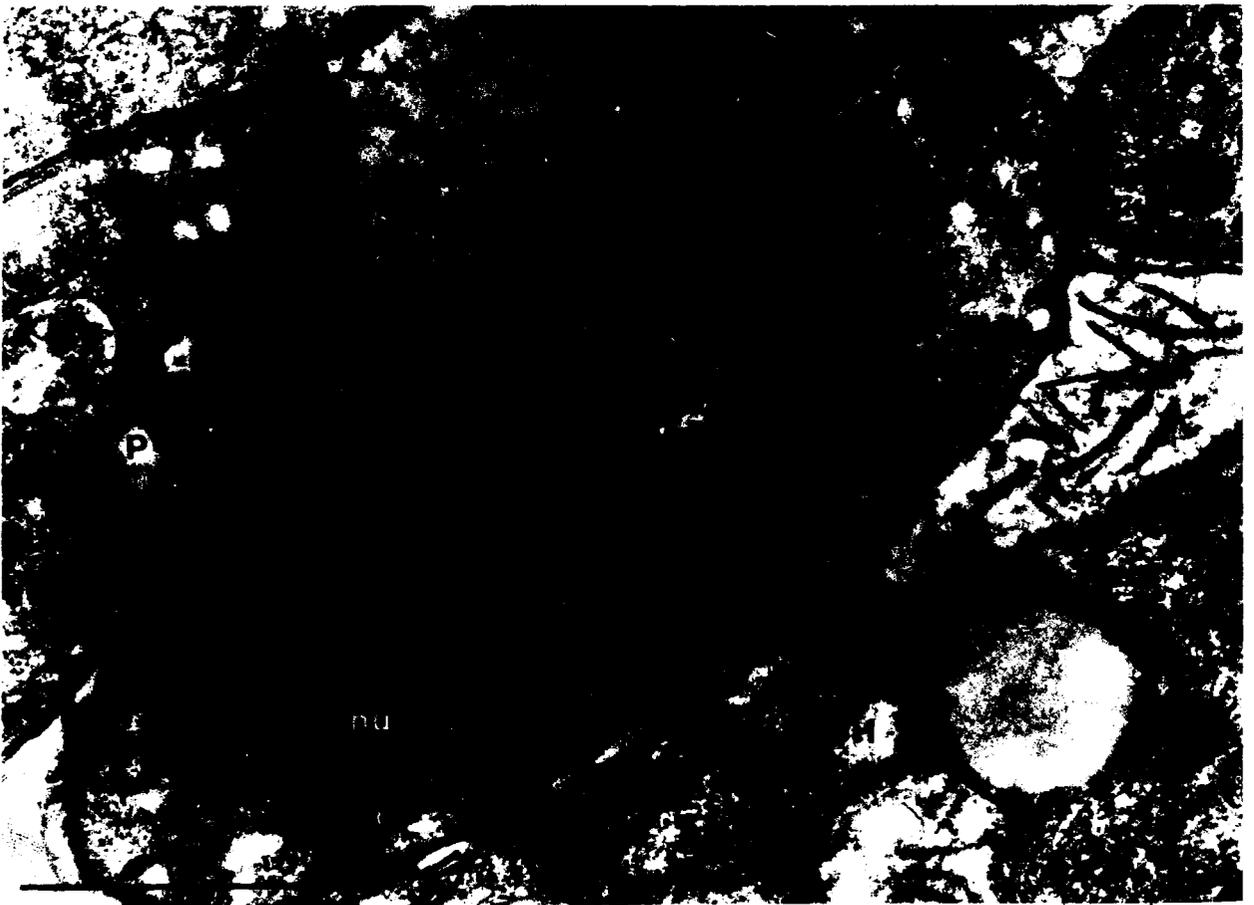


Fig. 125

Coupes voisines de l'ébauche d'un mérozoïte II au moment de la libération, montrant l'activité du dictyosome qui forme de petites vésicules denses (petits *) et des vésicules plus grandes à contenu faiblement osmiophile (grands *). Des micronèmes et des grains de paraglycogène sont présents.

(même échelle que la figure 126).

x 45 000.

Fig. 126

Autre coupe de mérozoïte appartenant au même schizonte que ci-dessus, montrant la relation entre la base du dictyosome et une lame d'ergastoplasme ondulé et dépourvue de ribosomes en face de celui-ci (flèche courbe).

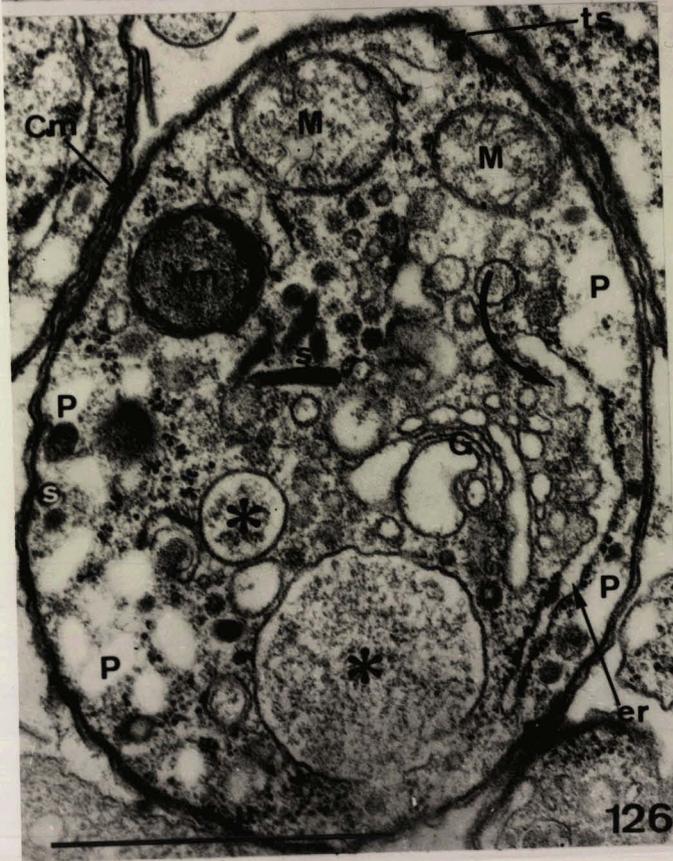
x 45 000.

Fig. 127

Coupes transversales de mérozoïte II peu avant leur libération dans la vacuole hôte : les lames du complexe membranaire interne sont entièrement appliquées contre le plasmalemme, mais ne sont pas encore jointives (flèches).

x 42 000.





DUKE
UNIVERSITY

Fig. 128

Vue partielle de schizonte II lors de la libération des mérozoïtes. La forme définitive est acquise. Le nombre de micronèmes et de grains de paraglycogène doit encore s'accroître.

x 26 000.

Fig. 129

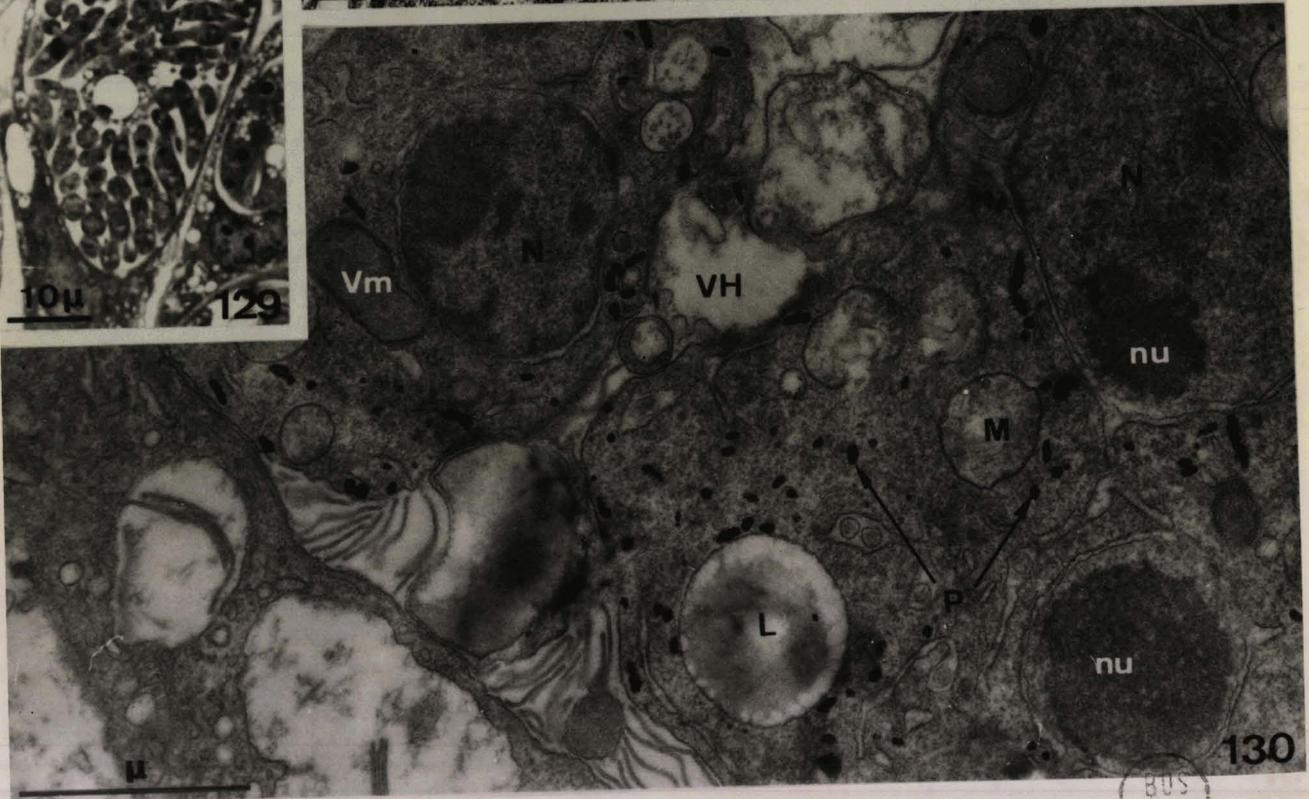
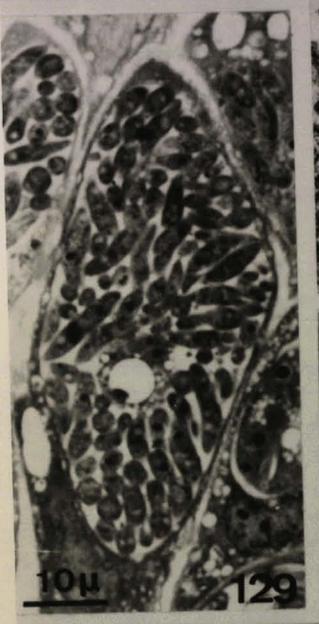
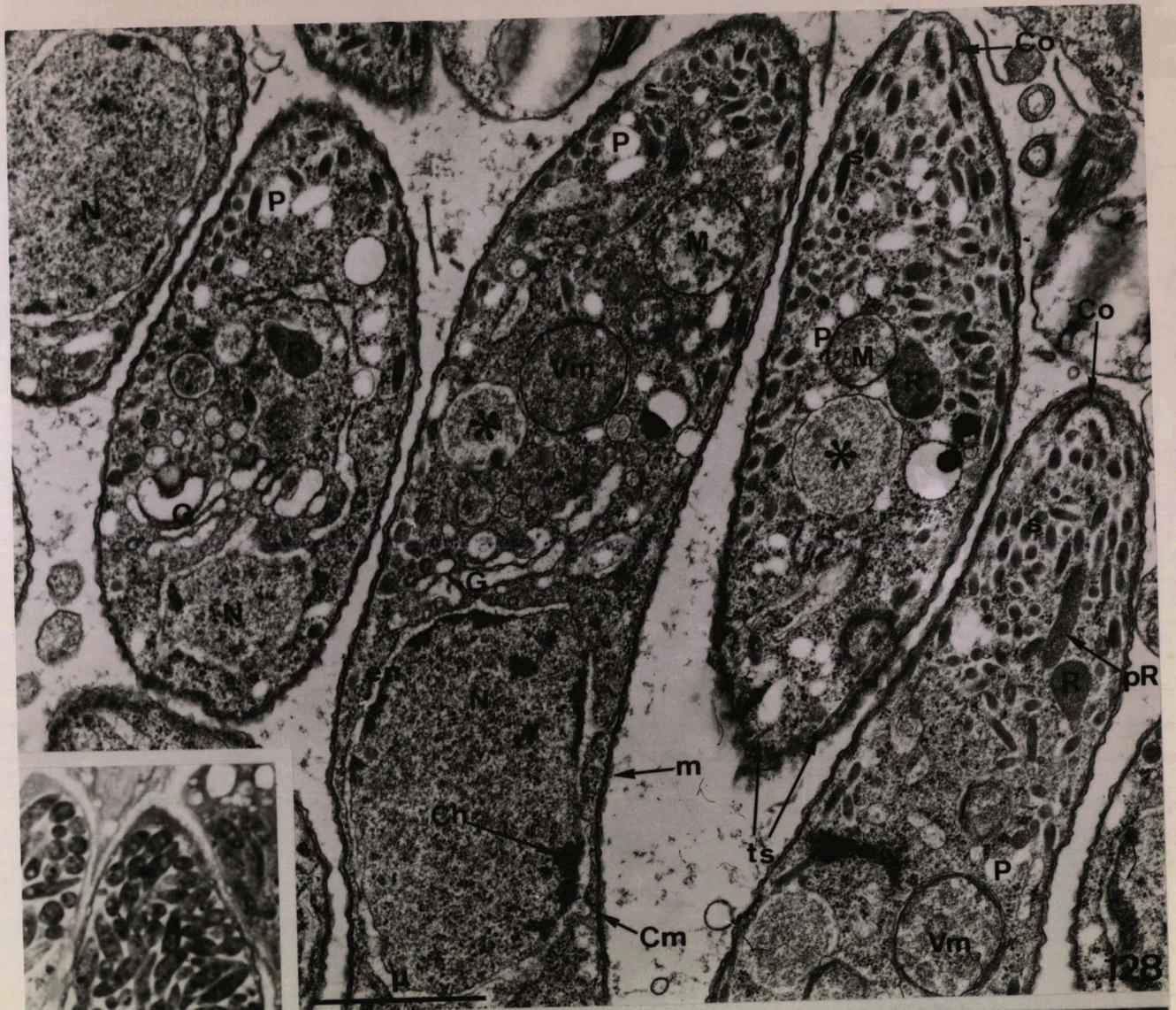
Même stade que la figure 128 ; coupe semifine, bleu AzurII.
x 1 100.

Fig. 130

Coupe de schizonte II au début de l'apparition des ébauches de mérozoïtes (la répartition périphérique de la chromatine dans un noyau montre qu'il ne s'agit pas d'un schizonte en cours de croissance), traitée par le TCH-Protéinate d'Argent (TCH 1 heure), qui met en évidence de petits grains de paraglycogène dans le cytoplasme.

x 30 000.





BUS
LILLE

Fig. 131

Coupe de schizonte II lors de la pénétration des noyaux dans les mérozoïtes, traitée par le TCH-Protéinate d'Argent (TCH 48 h) qui met en évidence de petits grains de paraglycogène dans le cytoplasme du schizonte, rares dans les ébauches de mérozoïte.

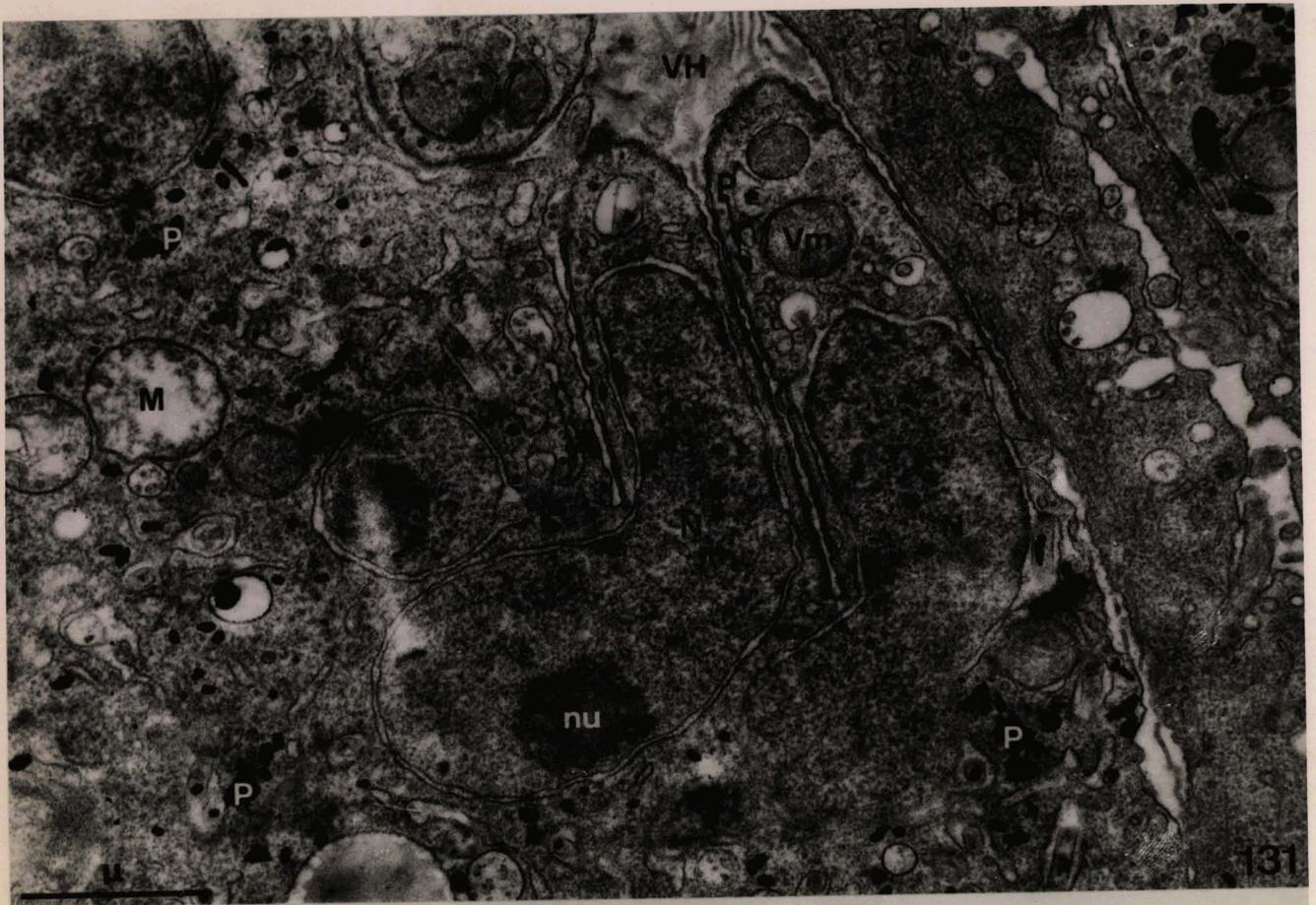
x 250 000.

Fig. 132

Coupes de mérozoïtes II libérés dans la vacuole hôte traitée par le TCH-Protéinate d'Argent (TCH 72 h). Les grains de paraglycogène, de taille variable, sont assez nombreux et répartis dans toute la cellule. Leur nombre doit encore croître et ils se rassembleront dans le tiers médian, et la quantité de micronèmes augmentera encore également (Voir Fig. 11).

x 20 000.





131



132

BIBLIOTHÈQUE
 Section de
 SCIENCES
 LILLE

Fig. 117 à 121, coupes longitudinales d'ébauches de mérozoïtes :
117 - 118 - 120 - 121, Stades comparables à ceux des figures
115 - 116 ; 119, stade plus précoce, comparable à celui
de la figure 98.

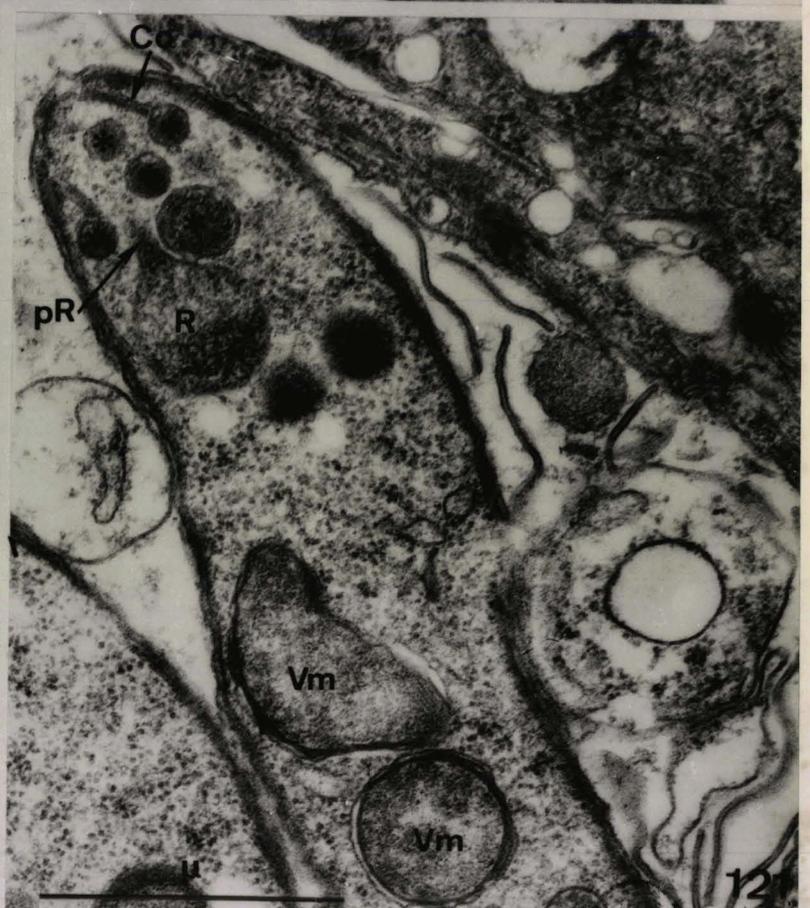
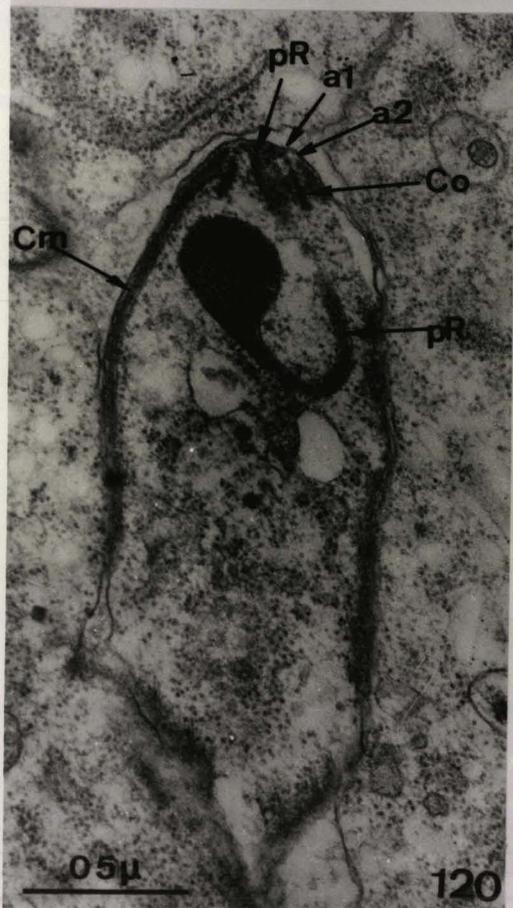
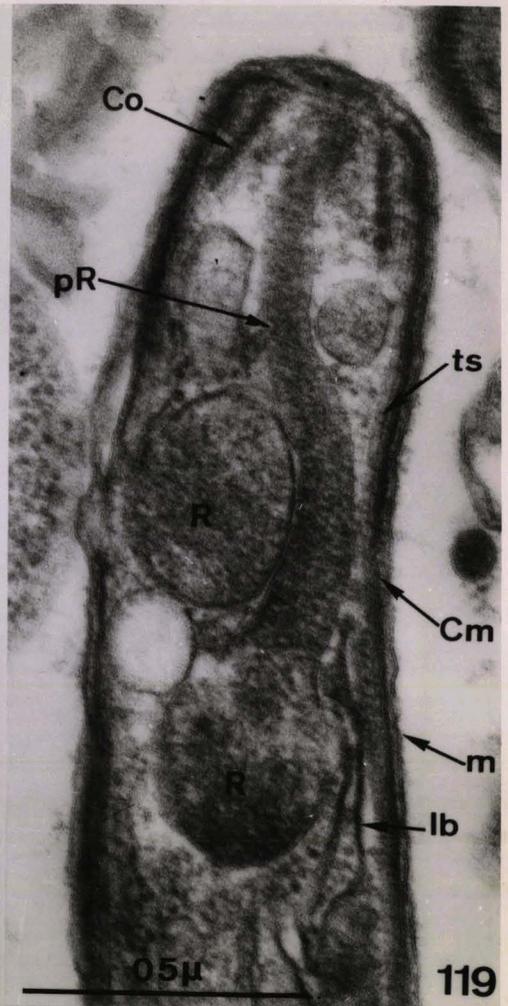
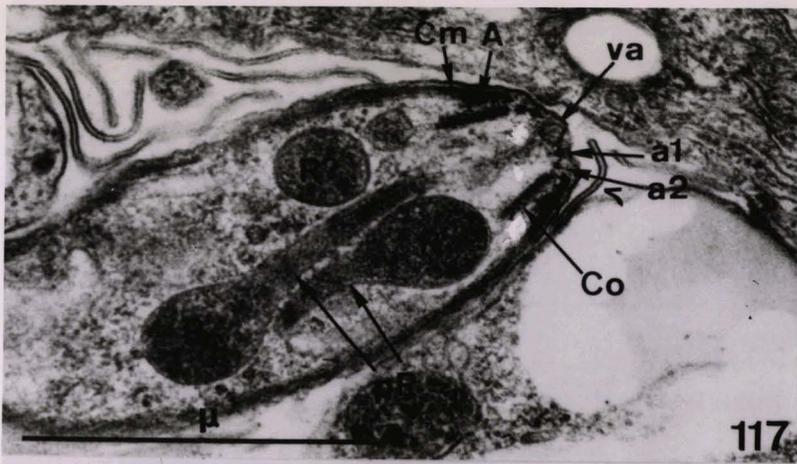
Fig. 117 Les deux rhoptries émettent leur pédoncule dans des
directions opposées. Une troisième vésicule, de taille et
de densité comparable représente peut-être une troisième
rhoptrie (R ?).
x 45 000.

Fig. 118 Une rhoptrie émet latéralement un pédoncule, qui se
recourbe ensuite et se dirige vers la vésicule apicale.
x 60 000.

Fig. 119 Rhoptries et pédoncule sont limités par une membrane unitaire.
Les fibres constitutives du conoïde sont distinctes sur un
côté de l'organite.
x 75 000.

Fig. 120 Image d'une rhoptrie dont le pédoncule est émis postérieurement,
se recourbe ensuite pour se diriger vers le conoïde et se
termine près du plasmalemme à l'apex.
x 420 000.

Fig. 121 A proximité du conoïde, de petites vésicules denses limitées
par une membrane unitaire coexistent avec les rhoptries.
x 39 000.



BIO
LILLE