

# LE GENRE PARANASSULA KAHL (CILIATA CYRTOPHORINA)

par

Emmanuel Fauré-Fremiet

Collège de France

## I. INTRODUCTION

Kahl 1931, 1933, a créé le genre *Paranassula* pour un Cilié préalablement décrit par Cohn 1866 sous le nom de *Nassula microstoma*; ce faisant, il affirmait l'importance d'une particularité structurale qui distingue cette espèce des autres Nassulidae, à savoir la présence d'une cavité buccale, ou mieux d'un atrium étroit et profond, portant une membrane ciliaire vibratile interne. L'éminent protistologue suggérait en même temps que cette particularité structurale pouvant prendre une signification phylogénique concernant quelque relation possible entre des Ciliés Gymnostomes et le groupe des Frontoniidae (que nous classerons ici parmi les Hymenostomatida peniculina). Un complément d'informations morphologiques restait cependant nécessaire avant d'aborder la discussion de ce problème.

*Paranassula microstoma* Cohn, que l'on peut identifier à *Nassula theresiae* Fabre-Domergue 1890, a été retrouvé à Concarneau et sa structure buccale a été étudiée. D'autre part, il est apparu que la *Nassula brunnea* de Fabre-Domergue 1884, que j'avais supposé appartenir au genre *Nassulopsis* (Fauré-Fremiet, 1959), doit compter, en fait, comme un nouveau représentant du genre *Paranassula*. La structure buccale de cette remarquable espèce a pu être analysée très complètement et c'est par elle que nous commencerons cette étude.

*Paranassula microstoma* a été examinée avec les moyens ordinaires de la microscopie par transparence, sur fond noir ou bien en contraste de phase, et avec les techniques usuelles de coloration et d'imprégnation argentique ; les inclusions calciques ont été examinées en lumière polarisée et ont été l'objet de réactions microchimiques (Fauré-Fremiet, 1956).

La récolte en très nombreux exemplaires de *Paranassula brunnea* a permis d'étudier plus complètement cette espèce en utilisant la microscopie électronique. A cet égard, les individus fixés au peroxyde d'osmium tamponné à pH 7,2, puis enrôbés dans la gélose après lavage, ont été inclus au méthacrylate selon la technique ordinaire ; les sections effectuées au microtome Porter-Blum, par Mlle E. Chaudun, ont été examinées et micrographiées avec le microscope R C A Emu 3, au Laboratoire de Médecine expérimentale du Collège de France où le Professeur Oberling avait bien voulu m'accueillir et où Mlle Haguenaou et Mlle Jezequel m'ont grandement facilité le travail ; quelques micrographies nécessitant une plus haute résolution ont été aimablement effectuées par M. André avec le microscope Siemens de l'Institut de Recherches sur le cancer à Villejuif.

Les techniques cytologiques courantes ont été utilisées ici encore ; ce sont particulièrement la réaction nucléale de Feulgen ; les imprégnations argentiques par la technique de Chatton et Lwoff ; la mise en évidence par

le bleu de bromophénol mercurique, selon la technique de Mazia, des structures protéiques fibreuses plus ou moins complètement isolées par la diffluence cytolytique des Infusoires.

## II. PARANASSULA BRUNNEA Fabre-Domergue

### A. Caractères généraux - Écologie.

Décrit et figuré en 1885 par Fabre-Domergue, sous le nom de *Nassula brunnea*, ce Cilié remarquable par sa taille assez grande, sa pigmentation et sa forme caractéristique avait été trouvé parmi les algues draguées dans la baie de Concarneau. Une autre espèce marine, la *Nassula hesperidea* trouvée en baie de Naples par Gesa Entz sen. 1884, pourrait seule prêter à confusion si l'on ne la distinguait aussitôt par la forme sphérique de son macronucleus et le tracé approximatif de sa ciliature buccale.

Des exemples de *Paranassula brunnea* ont été rencontrés sporadiquement dans divers biotopes littoraux près de Concarneau. Par contre une population abondante a été trouvée en septembre 1960, dans deux bacs de l'Aquarium du Laboratoire de Roscoff ; elle était localisée dans un feutrage de Cyanophycées, et particulièrement de *Lyngbya*, dont le Dr. Magne m'avait signalé la présence sur une surface située peu au-dessous du niveau de l'eau, et brillamment éclairée par de fortes lampes.

La multiplication de ce Cilié s'est activement poursuivie parmi les Algues bleues isolées dans des boîtes de Petri. Ce fait a permis de recueillir et de préparer le matériel nécessaire à une étude plus complète comportant la description de l'Infraciliature et l'examen au microscope électronique des structures buccales.

La présence et la répartition de *P. brunnea* est étroitement liée à la présence comme à la répartition des Cyanophycées dont elle se nourrit exclusivement. On sait que tel est le cas pour la plupart des Nassulidae ; Poilvert 1959 a et b a précisé expérimentalement, pour plusieurs espèces, les marges de cette exclusivité alimentaire, et a pu vérifier que la coloration apparente du Cilié est due aux pigments des Algues bleues en voie de digestion.

Fabre-Domergue 1885 a noté que *P. brunnea* est sensible à l'éclairage ; il a supposé que son phototropisme positif était lié à la présence d'un pigment qu'il dénomme « diatomine ». En fait la photosensibilité de cet Infusoire est un phénomène complexe.

Les individus abondamment nourris et repus se montrent nettement photophobes et se rassemblent du côté le moins éclairé dans le récipient qu'ils occupent. On sait qu'il en est ainsi pour différents Ciliés histophages : *Porpostoma*, *Ophryoglena* par exemple, qui, après replétion, s'enkystent dans les recoins obscurs (Fauré-Fremiet 1935, Mugard 1949). D'autre part, on constate qu'une brusque agitation, telle que l'aspiration à la pipette et le transfert d'individus d'un réci-

pient dans un autre, provoque immédiatement une réaction photophobe qui s'atténue après quelques minutes.

Par contre, les individus à jeun ou faiblement nourris montrent le phototropisme positif observé par Fabre-Domergue, et l'on constate aisément leur rassemblement rapide et dense du côté le plus éclairé. Ce n'est point, semble-t-il, que leur mouvement de nage soit directement orienté par le flux lumineux ; leur progression est apparemment sinusoïde et les changements de cap sont fréquents surtout lorsque les Infusoires ont atteint la zone la plus éclairée, dans laquelle ils tendent à se maintenir.

### B. Morphologie

Le corps de *Paranassula brunnea* est souple, flexible, élastique, mais non contractile. Sa forme, allongée, approximativement ovoïde ou cylindroïde, montre une « céphalisation » ou mieux une « balanisation » de la région antérieure du corps, nettement marquée par un sillon oblique, montant de la face ventrale vers la face dorsale (Pl. I, fig. 2 et 3).

Sur la face ventrale, le sillon se creuse vers le quart antérieur de la longueur du corps. Au-dessus de lui, le contour de l'Infusoire dessine une grande courbure ventrale antérieure sur laquelle s'ouvre la bouche. Cette courbure s'accentue rapidement en contournant l'apex et redescend sur la face dorsale vers le sillon oblique suivant une pente que l'on pourrait dire nuchale.

Le segment antérieur et balaniforme est clair et à peu près dépourvu de pigment, tandis que le reste du corps est assez fortement teinté de jaune et de brun rougeâtre ; les granules colorés s'accumulent juste au-dessous de la partie dorsale du sillon oblique sous forme d'un croissant fortement pigmenté (Pl. I, fig. 1 et 2).

Il apparaît que le côté droit du Cilié est nettement thigmotactique ; si l'on observe sous un faible grossissement une population de *P. brunnea* glissant parmi les trichomes de Cyanophycées sur le fond du récipient, on constate aussitôt que tous les individus sont vus par le côté gauche (Pl. I, fig. 3).

Le macronucleus, du type homéomère, est en forme de boudin légèrement flexueux, allongé longitudinalement dans la masse protoplasmique. Il est accompagné par un micronucleus.

La vacuole contractile est située dans la région médiane du corps.

Les caractères morphologiques qui viennent d'être indiqués correspondent exactement à ceux notés par Fabre-Domergue, et ne laissent aucun doute sur l'identité des Ciliés observés à Concarneau et à Roscoff. On notera cependant une légère différence de taille ; tandis que les *P. brunnea* de Concarneau mesuraient 250 à 300  $\mu$ , les individus provenant de l'aquarium de Roscoff mesurent seulement 170 à 230  $\mu$ . Mais on remarquera que les conditions de température et de vitesse de multiplication sont certainement différentes dans l'un et l'autre cas.

Les observations poursuivies sur les *P. brunnea* de la population

roscovite apportent, d'autre part, un fait nouveau ; à savoir, que l'ouverture buccale est suivie par un court atrium cilié, au fond duquel se trouve le cytostome proprement dit, puis la nasse ou armature pharyngienne. Or, résumant les observations de Fabre-Domergue, Kahl 1931 ajoute : « nach der Zeichnung scheint die Reuse aussen (ohne Vorraum) zu münden. Eine weitere Untersuchung muss erweisen, ob es sich hier um eine *Nassula* sens. str. handelt. » Cette remarque laissait donc pressentir le fait nouveau qui oblige à ranger la *Nassula brunnea* de Fabre-Domergue dans le genre *Paranassula* Kahl.

### C. Ciliature somatique

La ciliature somatique de *P. brunnea* comporte au minimum une centaine de cinéties méridiennes régulièrement distribuées tout autour

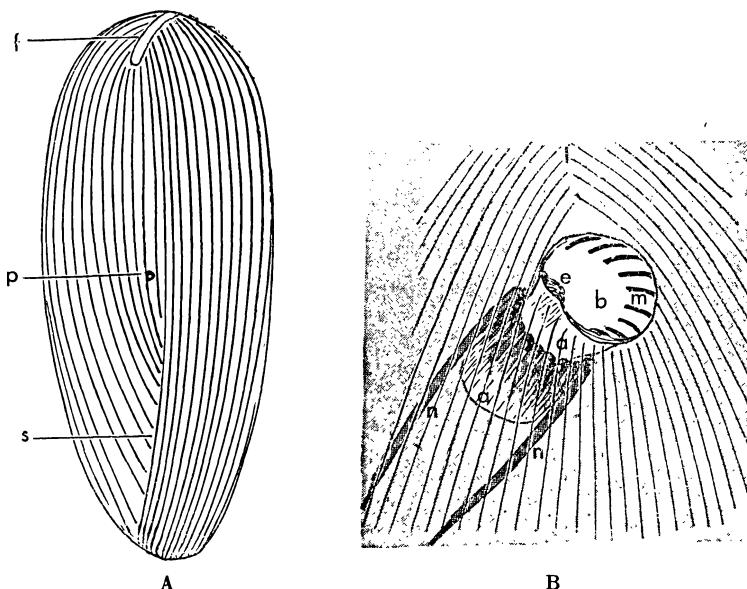


FIG. A. — *Paranassula brunnea*. Ciliature dorsale ; schéma montrant la suture frontale *f*, la cinétie sécante *s*, le pore de la vacuole pulsatile *p*.

FIG. B. — *Paranassula brunnea*. Appareil stomo-pharyngien. *a*, atrium ; *b*, ouverture orale ; *e*, plissemens épiplasmiques ; *f*, suture frontale ; *m*, membranelles ; *n*, nasse. Les cinéties sont représentées par des traits (d'après une imprégnation à l'argent).

du corps, avec un espacement légèrement supérieur à  $2 \mu$ . Sur la face ventrale, une quinzaine de cinéties que l'on dira post-orales, se terminent au-dessous de l'ouverture buccale (Fig. B et E) ; de contour à peu près circulaire, celle-ci mesure 11 et 12  $\mu$  de large.

Du côté antérieur, les cinéties qui contournent l'ouverture buccale s'incurvent au-dessus de celle-ci et leurs extrémités s'affrontent obliquement de part et d'autre d'une ligne de suture frontale qui traverse le pôle antérieur jusqu'à redescendre quelque peu sur la face dorsale (Fig. A et B).

Du côté postérieur il existe une zone sécante dorsale limitée à droite par une cinétie bipolaire au long de laquelle se terminent obliquement une quinzaine de rangées ciliaires (Fig. A).

La ciliature somatique de *P. brunnea* ne comporte aucune différenciation comparable à la frange sub-orale des Nassulidae proprement dites (genres *Nassula*, *Nassulopsis*, *Cyclogramma*, *Orthodon*, etc.). Par contre, c'est à partir de l'une des cinéties somatiques que s'organise, au cours de la bipartition, la ciliature buccale néoformée de l'individu postérieur (opisthe).

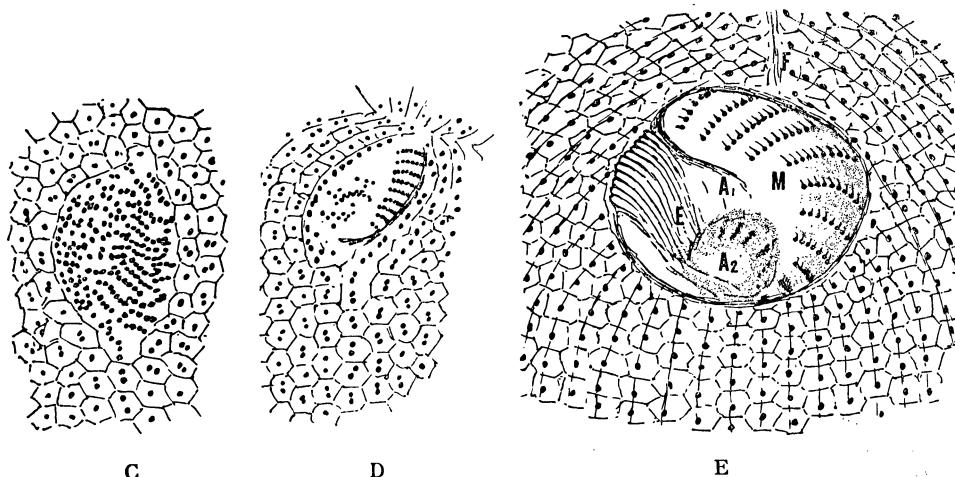


FIG. C. — Morphogenèse buccale. Ebauche buccale de l'opisthe, développée sous forme d'un champ de cinétosomes à partir d'une cinétie stomatogène ; les cinétosomes néoformés, primitivement répartis au hasard, commencent à s'ordonner en rangées transversales sur le côté gauche du champ (côté droit sur la figure). (D'après une imprégnation à l'argent.)

FIG. D. — Morphogenèse buccale. Stade suivant celui représenté Fig. 3 ; la constriction équatoriale est déjà accentuée ; les cinétosomes sont ordonnés sur le côté gauche de la future cavité buccale en rangées parallèles correspondant aux membranelles ; ceux qui restent dispersés au centre représentent l'ébauche de la ciliation atriale profonde. Les cinéties situées à droite de l'aire buccale vont se désorganiser au contact de celle-ci lors de son accroissement (d'après une imprégnation à l'argent).

FIG. E. — Ouverture buccale complètement développée et donnant vue sur le fond de l'atrium ; figure demi-schématique montrant l'infraciliature d'après une imprégnation à l'argent. *A<sub>1</sub>*, atrium, partie supérieure ; *A<sub>2</sub>*, atrium, partie profonde ; *E*, plissements épiplasmiques ; *M*, rangées de cinétosomes correspondant aux membranelles ; *F*, suture frontale, zone d'affrontement des cinéties somatiques.

#### D. Morphogénèse buccale

Au début des processus de la bipartition, l'ébauche de la ciliature buccale de l'opisthe s'organise juste au-dessous de la zone équatoriale, avant que celle-ci ne subisse le mouvement de constriction. A ce niveau, la dernière à droite des cinéties post-orales apparaît comme était la cinétie stomatogène ; ses cinétosomes se multiplient sur une courte longueur, provoquant son incurvation vers la droite,

puis la formation d'un champ granulaire désordonné (Fig. C) qui s'élargit, écarte vers la gauche les cinéties immédiatement parallèles, avant de les désorganiser progressivement pour faire place à l'ébauche buccale en voie d'extension et de différenciation.

Les premiers stades de cette stomatogenèse sont comparables à ceux que l'on a si souvent décrits chez les Ciliés Hymenostomatida (voir Fauré-Fremiet 1948, et Corliss 1961). Mais tandis que chez ces derniers les cinétosomes s'ordonnent dans la partie gauche du champ en trois groupes définis correspondant aux trois membranelles adorales, on constate chez *P. brunnea* un processus différent et très particulier. Les cinétosomes se disposent en effet, dans la partie gauche du champ, en courtes rangées simples, parallèles, légèrement incurvées (Fig. D), qui, au nombre d'une douzaine, sont bientôt entraînées en profondeur par le modelage de l'atrium oral (Pl. 2, fig. 7, 8, 9).

#### E. Structure de l'appareil buccal

L'examen, chez l'Infusoire vivant ou fixé sans déformation, puis l'étude des individus imprégnés à l'argent par la technique de Chatton et Lwoff, permettent de préciser la nature très particulière de l'appareil buccal.

En coupe optique longitudinale, on voit l'ouverture buccale dont le bord arrondi s'enfonce rapidement en délimitant un canal court, irrégulier, obliquement orienté en direction dorso-postérieure. C'est l'atrium dont certaines irrégularités de contour paraissent correspondre aux points d'attache de lames fibreuses qui rejoignent obliquement l'ectoplasme (Fig. B et E). Un peu plus bas, l'atrium se rétrécit entre les extrémités distales des baguettes de la nasse pharyngienne ; puis il se dilate à l'intérieur de cette nasse, en une courte chambre orale ciliée. Les courtes rangées ciliaires parallèles sont nettement visibles si l'on met au point sur le bord incurvé de l'ouverture buccale.

L'ouverture buccale, examinée de face, apparaît approximativement circulaire (Fig. E) ; son bord droit montre, cependant, une double irrégularité de contour délimitant un secteur non cilié, occupé par de fins et étroits replis ectoplasmiques parallèles qui s'enfoncent dans l'atrium. Ces replis évoquent aussitôt la structure plissée ou feuillettée du canal pharyngien des Chlamydodontidae et des Dystriidae.

La zone plissée est limitée antérieurement par une sorte de crête oblique au-dessus de laquelle se situent les premières rangées ciliaires orales.

Les imprégnations métalliques de l'infraciliature montrent que ces rangées sont constituées chacune par l'alignement simple de 10 à 12 cinétosomes (Fig. E) ; les micrographies électroniques vérifient ce fait (Pl. 3, fig. 11). Les rangées ciliaires orales diffèrent nettement en cela des membranelles adorales des Hymenostomatida et des Ciliés spirotriches, lesquelles sont toujours des polycinéties comportant deux ou trois rangées ciliaires parallèles et coalescentes.

Le nombre des rangées ciliaires orales est difficile à compter à mesure qu'elles s'enfoncent du côté gauche sur la paroi de l'atrium ; quant à la ciliature profonde, située dans la chambre orale, à l'intérieur de la nasse, il apparaît seulement qu'elle est assez dense, et ses ondulations ciliaires sont bien visibles chez l'Infusoire vivant.

L'armature pharyngienne, c'est-à-dire l'ensemble des néma-desmes constituant la « nasse » s'enfonce obliquement dans la masse cytoplasmique à partir de son extrémité orale qui, on l'a dit, entoure la partie profonde de l'atrium.

Le bleu de bromophénol mercurique met bien en évidence ce faisceau tubulaire de baguettes protéiques isolé après éclatement ou diffluence de l'Infusoire (Pl. 3, fig. 10).

#### F. Ultrastructures atrio-pharyngiennes

Les micrographies électroniques des sections ultra-fines de *P. brunnea* permettent de compléter la description anatomique de l'appareil atrio-pharyngien en même temps que d'aborder l'examen de ses structures sub-microscopiques.

Une section longitudinale tangeante à la paroi interne de l'atrium (Pl. 3, fig. 11) montre d'abord à la partie supérieure, les rangées ciliaires atriales des cils ou de leurs cinétosomes, coupés transversalement et montrant la structure enneanème classique. En accord avec les précédentes observations microscopiques, les cils en question, très proches les uns des autres, sont alignés en séries simples, délimitées chacune par un mince repli pelliculaire périphérique (Pl. 3, fig. 11, m).

Sur un côté de l'atrium, des plissements ectoplasmiques obliques et des fragments d'endoplasme vésiculeux correspondent, très probablement, au secteur plissé déjà montré par l'examen microscopique.

Au niveau immédiatement inférieur, des plissements pelliculaires importants, complexes, obliquement orientés, sont associés avec l'anneau fibreux (id., fig. 11, af) constituant le bord distal de la nasse, dont la structure fine sera examinée plus loin. Au-dessous, soit à l'intérieur de l'armature pharyngienne, on trouve la ciliature profonde de la chambre orale (id., fig. 11, ca) ; les plissements pelliculaires dessinent un réseau superficiel à mailles irrégulières, circonscrivant chacun un ou deux cils, approximativement orientées en séries longitudinales parallèles groupant apparemment, de bas en haut, 2, 2, et 1 cils vibratiles. Les sections transversales montrent l'importance de cette ciliature profonde (Pl. 4, fig. 13, ca).

Au-delà de cette zone ciliée profonde de l'atrium, l'armature pharyngienne est occupée par l'endoplasme vésiculeux.

Une section transversale coupant, sous une très légère obliquité, l'origine (c'est-à-dire l'extrémité distale ou orale) de l'armature pharyngienne, montre de très remarquables structures dont l'interprétation reste en plusieurs points incertaine (Pl. 3 et 4, fig. 11 et 13).

Le niveau le plus élevé correspond vraisemblablement au secteur des plissements ectoplasmiques pharyngiens. Les replis pelliculaires

contiennent chacun, à ce niveau, une structure énigmatique dont l'orientation et la disposition dans l'espace sont difficiles à définir.

Il s'agit de saccules aplatis, dont l'épaisseur atteint environ  $60 \text{ m}\mu$ , et dont la double paroi, épaisse de  $\sim 10 \text{ m}\mu$ , se dilate à chaque extrémité en forme de champignon contenant deux ou plusieurs corpuscules denses (Pl. 3 et 4, fig. 11 et 13, flèches).

Au niveau immédiatement inférieur il semble que ces saccules se dilatent, puis se fusionnent partiellement en dessinant une série de demi-saccules réunis par une même double membrane recouvrant une substance plus dense et de texture finement fibrillaire. Cette substance paraît constituer, à l'origine de la nasse proprement dite, un anneau marginal de substance protéique non distinctement structurée et dont la signification fonctionnelle (élastique ? ou contractile ?) reste inconnue.

Les micrographies électroniques des diverses sections intéressant l'atrium montrent au contact du bord externe de l'anneau protéique marginal, de nouvelles structures énigmatiques. Celles-ci apparaissent comme des sortes de rubans assez denses, épais, éventuellement creusés de quelques fines vacuoles, disposés en double arcs de cercle dont l'ensemble dessine un contour festonné. Il ne semble pas que ces arcs soient directement en continuité les uns avec les autres, mais plutôt que leurs extrémités se confondent et se fusionnent avec la substance protéique des némaidesmes constituant l'armature pharyngienne, et les réunissent par un ensemble de ponts (Pl. 4, fig. 13, flèches). Le point qui reste obscur malgré de nombreuses images micrographiques concerne les rapports de ces arceaux avec les autres structures pérariaires, telles que l'anneau protéique marginal, les saccules, et peut-être encore les cinétosomes. Il est d'ailleurs à remarquer que la même incertitude se retrouve, chez l'ensemble des Cyrtophorina, concernant les interrelations de l'armature pharyngienne avec les autres constituants cytoplasmiques superficiels.

La structure propre des némaidesmes doit encore retenir l'attention. Comme dans tous les autres cas, ces grosses fibres protéiques résistantes et élastiques possèdent une ultra-structure fibrillaire longitudinale ; mais chez *Paranassula brunnea* elles montrent, de plus, une fine et très précise structure périodique transversale (Pl. 3, fig. 12). Le plus souvent, les bandes sombres sont régulièrement distantes, leur écartement mesuré, d'axe en axe, étant très voisin de  $200 \text{ \AA}$  ; parfois cependant on constate, à la périphérie d'une même fibre, une périodicité plus complexe, les bandes sombres étant rassemblées en groupe de trois suivant une période principale de  $400 \text{ \AA}$ . Enfin certaines fibres, montrent une texture fibrillaire moins régulière et dépourvue de périodicité transversale.

#### G. Ultrastructures ectoplasmiques

L'examen microscopique montre que la surface de *P. brunnea* présente un relief réticulé à mailles polygonales, régulièrement distribuées au long des rangées ciliaires. Les constituants révélés par les

micrographies électroniques sont, en partant de l'extérieur, deux membranes pelliculaires et une surface épiplasmique probablement complexe, mais faisant corps avec le cytoplasme sous-jacent (Pl. 5 et 6, fig. 14, 17, 18). Dans son ensemble comme dans les détails qui vont être décrits, ces constituants sont étroitement comparables à ceux que les travaux de Sedar et Porter 1955, Ehret et Powers 1959, Pitelka 1961, ont fait connaître chez *Paramecium*, *Colpidium*, *Tetrahymena*, etc. (1).

Au voisinage immédiat des cils et des trichocystes, les membranes pelliculaires et épiplasmiques se rejoignent ; dans les espaces intermédiaires, les deux pellicules, plus ou moins étroitement accolées l'une à l'autre, se soulèvent largement au-dessus de l'épiplasme en formant des bulles ou des vésicules (les « blisters » de Pitelka chez *Colpidium* ou *Tetrahymena*) à l'intérieur desquelles l'épiplasme se soulève en crêtes minces et rigides, hautes de 0,5  $\mu$  environ, épaisse seulement de 50  $\text{m}\mu$ , et probablement responsables du relief polygonal révélé par l'examen microscopique des individus imprégnés à l'argent (Pl. 5, fig. 14, r).

Au contact d'un cil, la membrane pelliculaire externe (qui est elle-même double) se continue sur l'organite ciliaire dont elle constitue la membrane propre (Pl. 5, fig. 14). La pellicule interne (également double) s'arrête autour du cinétosome, au contact de la couche épiplasmique.

Au niveau d'un trichocyste, l'épiplasme se soulève en une sorte de courte cheminée au sommet de laquelle il rejoint les deux membranes pelliculaires. La pointe du trichocyste occupe l'intérieur de la cheminée (Pl. 5, fig. 14, pt).

A petite distance au-dessous de l'épiplasme, on observe souvent un plan ou un faisceau fibrillaire relié aux cinétosomes et correspondant probablement aux fibres cinétodesmales (Pl. 5 et 6, fig. 14, 17, 18) ; les fibrilles post-ciliaires de Pitelka existent également et viennent s'accorder à la face profonde de l'épiplasme. De part et d'autre des faisceaux fibrillaires et surtout au-dessous de ceux-ci, on note la présence de très nombreuses vésicules de tailles diverses depuis 0,5 jusqu'à moins de 80  $\text{m}\mu$ , de contour irrégulier, bordées de fins granules denses (grains de Palade ?), et souvent rassemblées en amas, particulièrement au-dessous des cinétosomes (Pl. 5 et 6, fig. 14, 16, 17, 18) ; comme chez beaucoup d'autres Ciliés, ces éléments vacuolaires paraissent correspondre à un aspect du reticulum endoplasmique. On remarquera d'autre part qu'ils ne s'ordonnent jamais en complexes d'aspect golgien.

Les mitochondries, de structure bien connue, sont nombreuses dans le cytoplasme sous-jacent ; on trouve à côté d'elles quelques

---

(1) J'ai déjà utilisé les termes « épiplasme » et « épiplasmique » (1956) pour désigner la couche, lame, membrane, ou limiteante cytoplasmique située au-dessous des membranes pelliculaires ou cuticulaires superficielles. C'est la « innermost membrane » de Pitelka (1961), qui « bounds the surface of the ectoplasm and never lifts away from it. » Mais cette couche épiplasmique est plus complexe que ne le serait une simple limite interfaciale ; Pitelka remarque : « usually it appears thick, owing to a coating of amorphous or granular material on the cytoplasmic side that is strongly darkened by phosphotungstic acid or lead hydroxyde so that it has the same apparent density as the membrane itself ».

masses sphéroïdes denses, apparemment homogènes, larges de 0,5 à 1  $\mu$ , correspondant aux granules pigmentaires formés par les résidus des Algues bleues ingérées.

#### H. Trichocystes

L'ectoplasme de *Paranassula brunnea* renferme d'assez nombreux trichocystes fusiformes disposés perpendiculairement à la surface du corps. Après dessication sur le porte-objet, les Infusoires sont entourés par ces trichocystes expulsés, allongés en aiguilles ressemblant aux trichocystes des Paramécies.

Après action au bleu de bromophénol mercurique ces trichocystes fusiformes apparaissent non colorés (Pl. 3, fig. 10), comme s'ils ne comportaient pas, ou très peu, de constituants protéiques. Par contre, après leur allongement, on peut les colorer par le bleu alcyan acidiifié et par la réaction de Hale à l'hydrate ferrique colloïdal, ce qui pourrait indiquer la présence de constituants polysaccharidiques.

Les micrographies électroniques montrent le corps du trichocyste constitué par une masse fusiforme de substance apparemment dense, absorbante, non structurée, entourée par une membrane distincte ; la partie apicale (Pl. 5 et 6, fig. 14, 15, 16, 17, 18) est constituée par une sorte de dard inclus lui-même dans une gaine conique assez épaisse. L'ensemble de ces caractères rappelle évidemment les trichocystes fusiformes des Paramécies.

### III PARANASSULA MICROSTOMA Cohn

#### A. Caractères généraux

Cohn 1866 a décrit sous le nom de *Nassula microstoma* un Cilié marin caractérisé par l'interposition d'une sorte d'atrium court et irrégulièrement cylindrique entre l'ouverture buccale superficielle et le cytostome proprement dit, lequel est repoussé en profondeur avec la nasse, ou armature pharyngienne, qui lui fait suite.

Peu auparavant Claparède et Lachmann 1959 avaient décrit, sous le nom de *Paramecium microstomum*, un Cilié marin trouvé dans le fjord de Bergen ; malgré l'insuffisance de l'image publiée par ces auteurs, S. Kent 1882 remarque la ressemblance de ce Cilié — qu'il dénomme *Isotricha microstoma* — avec une *Nassula* dont l'armature pharyngienne aurait échappé aux observateurs.

G. Entz sen. 1884 retrouve parmi les Oscillaires, dans le golfe de Naples, l'espèce de Cohn, bien caractérisée par la présence indubitable d'une nasse pharyngienne, et par l'existence de l'atrium tubulaire ; il pense d'autre part que cette *Nassula microstoma* s'identifie très probablement à l'espèce incomplètement décrite par Claparède et Lachmann.

Peu après, Fabre-Domergue 1890 récolte parmi des Algues dans les viviers du Laboratoire de Concarneau, une *Nassula* qui s'y nourrit de Cyanophycées. Il décrit avec une grande précision la petite ouverture buccale, toujours béante, suivie par un « pharynx » montrant deux ou trois étranglements auquel fait suite un « œsophage » élargi, finement strié, garni de cils vibratiles et sur le bord duquel s'insèrent les baguettes rigides formant la nasse proprement dite. Malgré ces détails, ou peut-être parce qu'ils apportent des précisions nouvelles, Fabre-Domergue ne croit pas devoir identifier cette *Nassula* à celle de Cohn et de Entz ; il la décrit comme une espèce nouvelle : *Nassula theresae*. Schewiakoff 1896 puis Kahl 1935 admettent les deux espèces *N. microstoma* Cohn et *N. theresae* F.D. ; puis, considérant la présence de l'atrium cilié, Kahl crée le genre *Paranassula*, comme il a été dit plus haut, pour l'espèce *microstoma* qu'il rencontre dans différents milieux marins à Helgoland, à Sylt, dans l'aquarium de Hambourg.

Noland 1937 retrouvant cette espèce sur la côte de Floride adopte la dénomination générique proposée par Kahl.

J'ai retrouvé dans les cuvettes rocheuses de la zone intercotidale, près du Laboratoire de Concarneau une espèce que je crois pouvoir identifier tout à la fois à celle de Cohn et à celle de Fabre-Domergue, et que je nommerai *Paranassula microstoma*. Cet Infusoire est certainement très répandu ; cependant je n'ai pas rencontré de populations très nombreuses et seules les techniques microscopiques courantes ont été appliquées à l'étude des individus récoltés.

#### B. Morphologie

*Paranassula microstoma* est un Cilié de forme ovoïde allongée ; la face ventrale est légèrement déprimée ; l'extrémité apicale, presque hémisphérique, est faiblement déjetée vers la gauche (Pl. 2, fig. 4 et 5) ; l'extrémité antapicale s'atténue en ogive.

La longueur de l'Infusoire vivant varie de 110 à 130  $\mu$  environ ; les réactifs fixateurs peuvent provoquer une contraction réduisant la longueur au voisinage de 80 à 100  $\mu$  avec un épaississement compensateur. Les dimensions notées par les auteurs, soit environ 100  $\mu$  d'après Claparède et Lachmann, Entz sen., Kahl ; 60 à 70  $\mu$  d'après Fabre-Domergue ; 80 à 95  $\mu$  d'après Noland, restent en accord avec les données précédentes.

La bouche apparaît comme une très petite ouverture circulaire superficielle, située antérieurement sur la face ventrale, vers le premier cinquième de la longueur du corps (Fig. F).

La ciliature somatique porte près de 75 cinéties méridiennes régulièrement espacées ; sur la face ventrale, une dizaine d'entre elles se terminent antérieurement sur le pourtour de l'aire buccale circulaire, tandis que les autres s'incurvent autour de cette aire et se terminent de part et d'autre d'une ligne de suture qui s'élève frontalement au-dessus de la bouche (Fig. F), atteint et contourne l'apex en redescendant quelque peu sur la face dorsale.

Les cinéties méridiennes n'atteignent pas toutes le pôle antapical,

et nombre d'entre elles, plus courtes, affrontent obliquement les différents niveaux d'une zone sécante.

On n'observe ni à l'état vivant, ni sur les imprégnations argentiques de l'infraciliature, aucune trace d'une différenciation ciliaire transversale comparable à la frange sub-orale caractéristique des genres *Nassula* et *Nassulopsis*.

Le pore de la vacuole contractile est en position dorsale postérieure.

### C. Appareil bucco-pharyngien

A l'opposé des espèces du genre *Nassula*, *Paranassula microstoma* possède une ciliature proprement buccale ; celle-ci comporte d'une

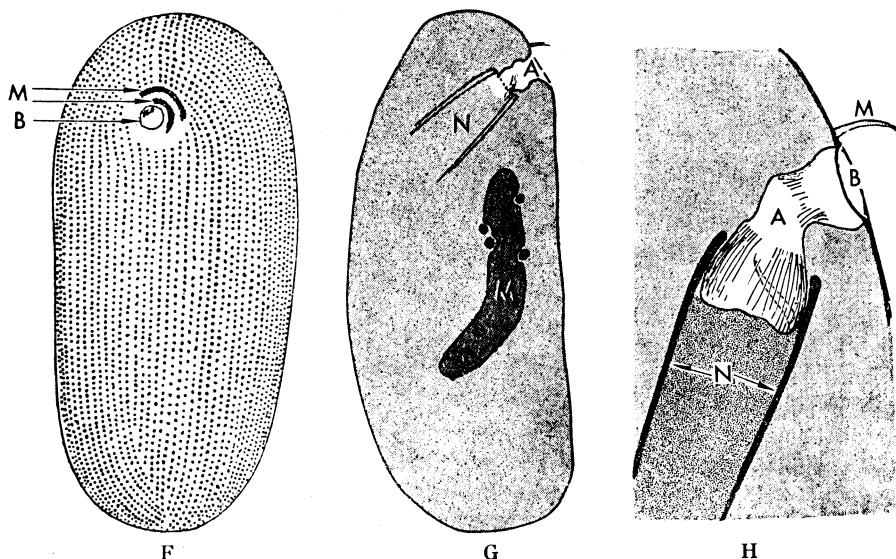


FIG. F. — *Paranassula microstoma*. Infraciliature de la face ventrale montrant les cinéties et leur affrontement de part et d'autre de la suture frontale ainsi que le système sécant postérieur ; l'ouverture buccale *B* ; deux polycinéties circum buccales *M* entourant l'ouverture ; une troisième polycinétie, courte, est visible dans l'atrium.

FIG. G. — *Paranassula microstoma*. Coupe optique schématisée montrant l'atrium *A* avec la ciliature interne ; la nasse *N* ; le macronucleus *M* avec 4 micronuclei.

FIG. H. — *Paranassula microstoma*. Coupe optique de l'appareil stomo-pharyngien montrant l'ouverture buccale *B* ; l'une des membranelles circum-buccales *M*, la troisième étant visible dans la partie profonde de l'atrium, derrière les stries correspondant à des plissements de sa paroi ; la nasse et le cytoplasme pharyngien *N*.

part deux courtes polycinéties à double rangée de cinétosomes, disposés concentriquement autour de l'ouverture buccale externe (Fig. F), au-dessus et à gauche de celle-ci ; chacune porte une membranelle vibratile bien développée. Il existe d'autre part une troisième rangée ciliaire située profondément sur la paroi interne de l'atrium ; la

membranelle correspondante est bien visible *in vivo* par ses mouvements ondulatoires, comme l'avait exactement noté Fabre-Domergue ; mais l'imprégnation argentique l'atteint difficilement et n'en donne qu'une image imprécise.

L'atrium s'enfonce presque perpendiculairement à l'ouverture buccale sous forme d'un conduit approximativement tubulaire qui se coude entre deux légers rétrécissements, s'incline obliquement en direction postérieure, puis se dilate en une chambre prostomienne dont le fond, légèrement bombé, correspond au cytostome proprement dit (Fig. G et H).

La paroi de l'atrium montre, au niveau de son étranglement, de fines striations longitudinales ; d'autres striations analogues se remarquent autour de la chambre prostomienne. La membranelle vibratile profonde est insérée sur la paroi ventrale de cette chambre (Fig. H).

La nasse pharyngienne, de forme cylindro-conique, est constituée par un ensemble de vingt-six baguettes intracytoplasmiques dont les extrémités distales entourent la chambre prostomienne. Rigides et élastiques ces baguettes, de nature protéique, se colorent intensément par le bleu de bromophénol mercurique après diffluence de l'Infusoire. Elles sont réfringentes et biréfringentes, de sorte que la nasse est facilement visible chez le Cilié vivant observé en contraste de phase ou en lumière polarisée.

En l'absence des données que pourrait fournir la microscopie électronique, on peut supposer, par analogie avec le cas de *P. brunnea*, 1° que les baguettes constitutants l'armature pharyngienne sont des némadesmes ; 2° que les striations de la paroi atriale pourraient correspondre à des plissemens ectoplasmiques pharyngiens.

#### D. Cytoplasme

Le cytoplasme de *P. microstoma* renferme un grand nombre de granules réfringents, massés dans la partie antérieure du corps, qui accuse, de ce fait, une teinte noirâtre. Ces granules sont constitués par de petits cristaux biréfringents (Pl. 2, fig. 5 et 6) de carbonate de chaux (Fauré-Fremiet 1957).

Il existe dans toute la zone ectoplasmique de nombreux et fins trichocystes fusiformes dont la structure fine reste indéterminée.

#### E. Appareil nucléaire

Le macronucleus est un corps ovoïde aplati, assez volumineux, montrant de fins granules désoxyribonucléiques et des nucléoles uniformément répartis dans toute sa masse. Trois à cinq micronucléi, de très petite dimension, sont situés au contact du macronucleus dans autant de petites dépressions de sa membrane. Les auteurs précédemment cités ne signalent qu'un seul micronucleus chez les *P. microstoma* qu'ils ont observés. Il ne semble pas que cette discordance puisse justifier la distinction d'une espèce nouvelle.

#### IV. DISCUSSION

Les deux Ciliés marins qui viennent d'être décrits sous les noms de *Paranassula brunnea* Fabre-Domergue et de *P. microstoma* Cohn ont d'abord été classés, comme on l'a dit plus haut, dans le genre *Nassula*. Il nous reste à examiner comparativement 1° les caractères qu'ils partagent avec les espèces du genre *Nassula* et d'une manière plus générale avec la famille des Nassulidae, et 2° les caractères qui leur sont particuliers et qui justifient la création du genre *Paranassula* Kahl, et peut-être celle d'une famille nouvelle.

Les deux *Paranassula* examinées possèdent en commun avec les espèces de la famille des Nassulidae, leur structure de type hypostomien (au sens de Schewiakoff 1896) ; une ciliature somatique complète, avec une ligne de suture frontale ; le pôle apical légèrement déjeté vers la gauche ; la présence d'une armature pharyngienne en forme de nashe typique ; un régime alimentaire restreint à l'ingestion des trichomes de Cyanophycées. Ajoutons à cela le macronucleus de structure homéomère (Fauré-Fremiet 1956) et la présence de trichocystes fusiformes (au sens de Krüger 1936) et non toxiques. Mais ce dernier caractère n'a pas grande signification, car les trichocystes fusiformes se retrouvent chez beaucoup d'espèces appartenant à d'autres familles, et font défaut chez quelques espèces du genre *Nassula*, *N. aurea* par exemple.

Les caractères particuliers à nos deux espèces de *Paranassula* sont d'abord, l'absence de toute espèce de frange sub-orale, ce qui les éloigne des espèces appartenant aux genres *Nassula* Ehrb., *Cyclogramma* Perty, *Orthodon* Gruber, *Eucamptocerca* Da Cunha, *Nassulopsis* Fauré-Fremiet. Ensuite la présence d'une ciliature proprement buccale telle que ces Ciliés ne répondent plus exactement à la définition des Gymnostomatida. Enfin, l'approfondissement de l'atrium exactement décrit par Butschli chez les *Nassula* sous le nom de « Vorhof », et la pénétration dans cet atrium d'une partie de la ciliature proprement buccale.

Kahl a bien compris l'importance de ces caractères en créant le genre *Paranassula*, et il a suggéré que ce genre permettait d'établir un passage entre des Ciliés Gymnostomes et d'autres de structure trichostomienne (mais que je considérerai ici comme Hymenostomes) tels que les espèces du genre *Clathrostoma*. Remarquons aussitôt que les caractères morphologiques des *Clathrostoma* sont insuffisamment définis, mais que ce genre est certainement voisin du genre *Frontonia*; or les recherches de Roque 1961 montrent que ces Hymenostomatida peniculina présentent dans la structure de leur appareil buccal et de leur armature pharyngienne des particularités qui les rapprochent des Gymnostomatida cyrtophorina.

Regardant les choses de plus près, nous remarquerons que la différenciation ciliaire somatique constituant la frange sub-orale des Nassulidae est une structure qui n'a pas évolué et qui, pourrait-on dire, est restée sans avenir. Or, tandis que cette frange, de nature

somatique, disparaît chez des formes assurément très voisines des *Nassula* par beaucoup de caractères, on constate chez celle-ci l'innovation d'une ciliature proprement buccale. Mais il faut aussitôt remarquer que chacune des deux *Paranassula* étudiées nous a montré un type différent de ciliature buccale.

Chez *Paranassula brunnea* la morphogenèse de cette ciliature buccale est exactement comparable à ce que l'on connaît chez les Hymenostomatida ; mais la structure finale réalisée est d'un type très particulier dont je ne pense pas que d'autres exemples soient actuellement connus. Il diffère très nettement, selon toute apparence, aussi bien des structures tétrahyménien que des structures péniculiennes, et peut-être faut-il remarquer, ici encore, que ce type de ciliature buccale est resté sans avenir.

Chez *Paranassula microstoma*, le mode de formation de la ciliature buccale n'est pas connu, non plus que la structure fine des membranelles qui la constituent ; mais la structure finale rappelle étroitement les trois rangées ciliaires d'origine somatique qui accompagnent la bouche des Chlamydodontidae, soit les deux rangées circumorales et la rangée préorale, tangentielle, à la différence près qu'il s'agit ici de trois courtes polycinéties à doubles rangées de cinétosomes, et que la dernière est entraînée dans le fond de l'atrium préoral au lieu de rester superficielle.

Le cas de *P. microstoma* apparaît donc, lui aussi, comme une « tentative » assez particulière dont il n'est aucunement prouvé qu'elle conduise à l'un des types connus de Ciliés hymenostomatida.

Revenant aux espèces du genre *Nassula*, on constate que chez quelques-unes d'entre elles, la première cinétie qui contourne sur la droite l'ouverture buccale montre, au niveau de cette ouverture, une légère différenciation, en ce sens que les cils, beaucoup plus serrés qu'au long des autres cinéties, constituent peut-être l'équivalent d'une membrane parorale. Chez certaines petites espèces, telles que *N. picta*, le nombre des plaques ciliées de la frange sub-orale peut se réduire à trois ou quatre, disposées à gauche comme le seraient les membranelles adorales d'un Hyménostome tétrahyménien ; mais leur nature reste, ici, somatique.

Beaucoup plus intéressant est le cas de deux espèces du genre *Pseudomicrothorax* Mermod dont l'étude a été poursuivie simultanément par Corliss 1958 a et b et par moi-même (non publié).

Par sa ciliature complète, sa nasse typique, son alimentation à base d'Oscillaires, je persiste à considérer les deux *Pseudomicrothorax dubius* et *agilis*, comme très voisins des Nassulidae. Mais ici la ciliature buccale avec sa membrane parorale et ses trois membranelles adorales est typiquement du type tétrahyménien, aussi bien d'après sa structure finale que d'après le mécanisme de son organisation au cours de la bipartition, mécanisme soigneusement analysé par Thompson et Corliss 1958.

S'il est permis de tirer de ces faits une indication de valeur générale, on pourrait conclure qu'à partir du groupe des Nassulidae, de caractère typiquement gymnostome, on constate la diversification de quelques formes réalisant, chacune à sa manière, le caractère nouveau

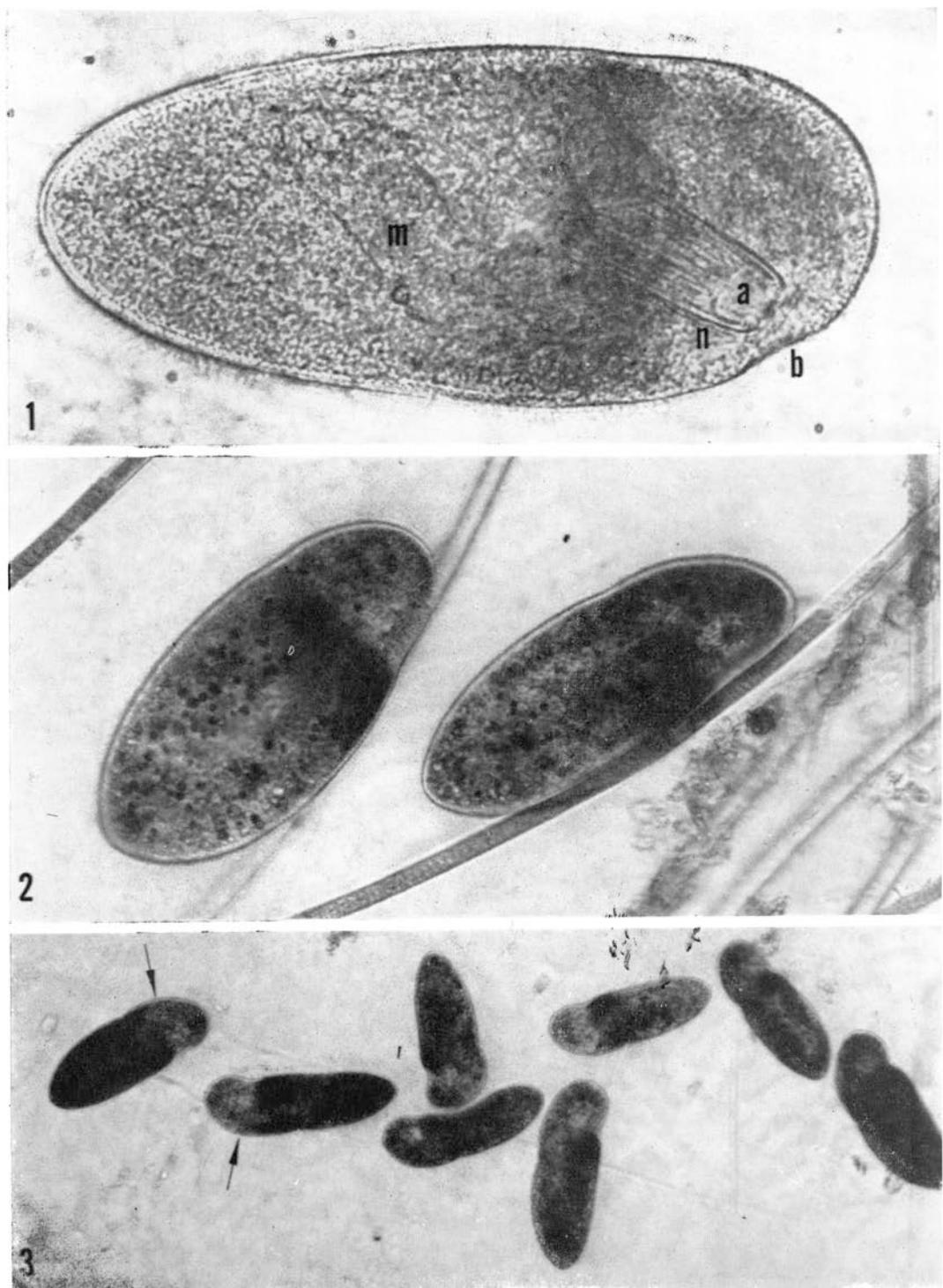
d'une ciliature proprement buccale, c'est-à-dire le passage d'une structure gymnostomienne à une structure hyménostomienne.

De ce fait, il semble logique de réunir les espèces des genres *Paranassula* et *Pseudomicrorthorax* dans une famille nouvelle des Paranassulidae, famille probablement polyphylétique, et fondée principalement sur des caractères de convergence.

### INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- BÜTSCHLI, O., 1887-1889. — Protozoa. *Bronn's Klassen und Ordnungen des Tier-Reichs*. Leipzig.
- CLAPARÈDE, ED. et LACHMANN, J., 1858. — Etude sur les Infusoires et les Rhizopodes. *Mem. Institut Nat. Genevois*, 5, pp. 1-482.
- COHN, F., 1866. — Neue Infusorien im Seeaquarium. *Zeitschr. f. wissensch. Zool.*, 16, p. 267.
- CORLISS, J.O., 1958. — The phylogenetic significance of the genus *Pseudomicrorthorax* in the evolution of Holotrichous Ciliates. *Acta Biol. Hungar.*, 8, pp. 367-388.
- CORLISS, J.O., 1958. — The systematic position of *Pseudomicrorthorax dubius*, Ciliate with a unique combination of anatomical features. *J. Protozool.*, 5, pp. 184-193.
- CORLISS, J.O., 1961. — The Ciliated Protozoa. 1 vol., 310 p., Pergamon Press.
- ENTZ, G., sen., 1884. — Ueber Infusorien des Golfes Neapel. *Mith. d. Zool. Stat. zu Neapel*, 5, pp. 289-444.
- FABRE-DOMERGUE, P., 1885. — Note sur les Infusoires Ciliés de la baie de Concarneau. *J. Anat. et Physiol.*, 21, pp. 554-568.
- FABRE-DOMERGUE, P., 1890. — Matériaux pour servir à l'histoire des Infusoires Ciliés. *Ann. Micrographie*, 3, pp. 49-61.
- FAURÉ-FREMIET, E., 1935. — La famille des Philasteridae Kahl (Ciliata holotricha). *Bull. Soc. Zool. de France*, 40, pp. 127-143.
- FAURÉ-FREMIET, E., 1948. — Mécanisme de la morphogenèse chez les Ciliés. *Folia Biotheoretica*, 3, pp. 25-58.
- FAURÉ-FREMIET, E., 1950. — Mécanismes de la morphogenèse chez quelques Ciliés Gymnostomes hypostomés. *Arch. d'Anat. microsc. et de Morphol.*, 39, pp. 1-14.
- FAURÉ-FREMIET, E., 1950. — Morphologie comparée et systématique des Ciliés. *Bull. Soc. Zool. France*, 75, pp. 109-122.
- FAURÉ-FREMIET, E., 1956. — Le macronucleus hétéromère de quelques Ciliés. *Journ. of Protozool.*, 4, pp. 7-17.
- FAURÉ-FREMIET, E. et GAUCHERY, M., 1956. — Concréctions minérales intra-cytoplasmiques chez les Ciliés. *Journ. of Protozool.*, 4, pp. 145-150.
- FAURÉ-FREMIET, 1959. — La famille des Nassulidae (Ciliata Gymnostomatida) et le genre *Nassulopsis* n. gen. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 249, pp. 1429-1433.
- FAURÉ-FREMIET, E., 1961. — Le cytoplasme stomo-pharyngien des Ciliés cyrtophores. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 242.
- KAHL, A., 1931-1935. — Wimpertiere oder Ciliata (Infusoria). In *Tierwelt Deutschlands*, fasc. 2 et fasc. 4, Jena.
- KAHL, A., 1933. — Ciliata in *Die Tierwelt der Nord und Ostsee*, II, Leipzig.
- KENT, W.S., 1880-1882. — A Manual of the Infusoria. Londres, David Bogue, édit.
- KRÜGER, FR., 1936. — Die Trichocysten der Ciliaten im Dunkelfeldbild. *Zoologica*, 34, H. 91, 82 pp.
- MAZIA, D., BREWER, P.A., and ALFERT, M., 1953. — The cytochemical staining measurement of protein with mercuric bromophenol blue. *Biol. Bull.*, 104, pp. 57-68.
- MUGARD, H., 1949. — Contribution à l'étude des Hymenostomes histiophages. *Ann. Sci. Nat. Zool.*, 10, 11<sup>e</sup> S. pp. 171-268.
- NOLAND, L.E., 1937. — Observations on marine Ciliates of the gulf coast of Florida. *Transact. Amer. Micr. Soc.*, 56, pp. 160-171.
- PITELKA, D., 1961. — Fine Structure of the Silverline and Fibrillar systems of three Tetrahymenid Ciliates. *J. Protozool.*, 8, pp. 75-89.

- POILVERT, A., 1959a. — Régime végétarien et préférences alimentaires des Ciliés de la famille des Nassulidae. *J. Protozool.*, 6, suppl. p. 30.
- POILVERT, A., 1959b. — Etude comparée de l'alimentation générale des Ciliés de la famille des Nassulidae. *Diplôme d'Etudes sup. de Sc. Nat. Fac. Sc. Paris* (non publié).
- ROQUE, M., 1961. — Recherches sur les Hyménostomes péniculiens. *Bull. Biol. France-Belgique* 95, pp. 431-519.
- SCHEWIAKOFF, W., 1896. — Infusoria aspirotricha (Holotricha auctorum). *Mém. Acad. Imp. Sc. Saint-Pétersbourg*, 4, pp. 1-395.
- THOMPSON, J.C., and CORLISS, J.O., 1958. — A redescription of the holotrichous ciliate *Pseudomicrothorax dubius* with particular attention to its morphogenesis. *J. Protozool.*, 15, pp. 175-184.



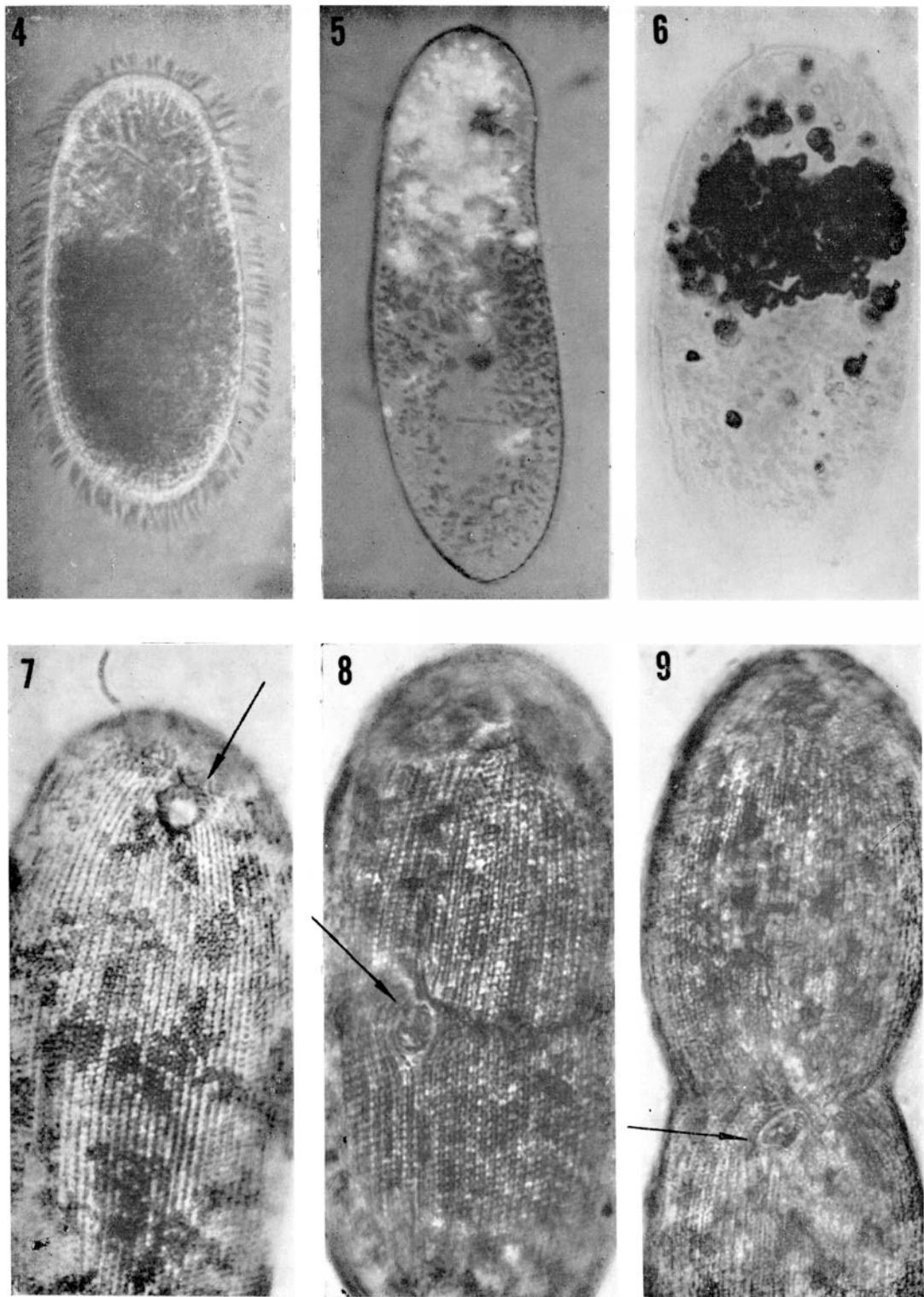
EMMANUEL FAURÉ-FREMIET

PLANCHE 1

FIG. 1. — *Paranassula brunnea* après fixation. Ouverture buccale *b* ; Atrium *a* ; nasse *n* ; macronucleus *m*. Une bande pigmentée est visible au-dessous de la nasse.

FIG. 2. — Deux individus vivants glissant sur des trichomes d'Oscillaires ; remarquer la bande pigmentée et les ingestas en voie de digestion, petites vésicules plus ou moins colorées par les pigments des Cyanophycées (Instantané, éclairélectronique).

FIG. 3. — Un groupe de *Paranassula brunnea* glissant sur le fond du récipient. On notera que la bouche se trouve immédiatement au-dessous de la courbure antérieure (*flèche*) et que tous les individus reposent sur leur côté ventro-latéral droit.

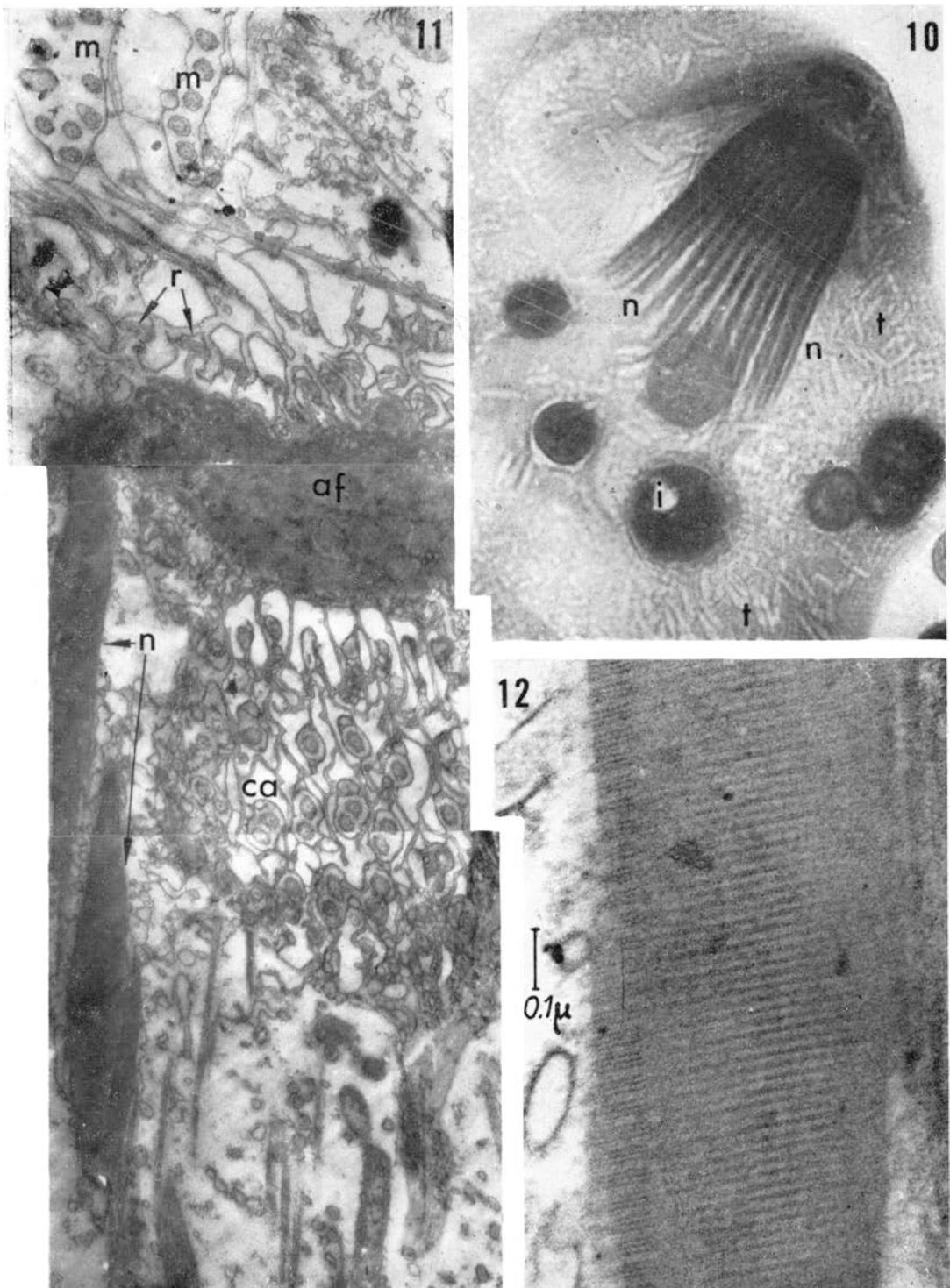


EMMANUEL FAURÉ-FREMIET

PLANCHE 2

FIG. 4-6. — *Nassula microstoma* ; Fig. 4, examiné en contraste de phase ; Fig. 5, en lumière polarisée montrant les inclusions calciques birefringentes ; Fig. 5, réaction au plomb du carbonate de calcium constituant les inclusions précédentes.

FIG. 7-9. — *Nassula brunnea* ; imprégner à l'argent de l'infraciliature. Fig. 7, la bouche ouvrant sur l'atrium et montrant la série des courtes membranules périphériques est indiquée par la flèche. Fig. 8 et 9, deux stades successifs du développement de l'ébauche buccale (flèche) chez l'opisthe.



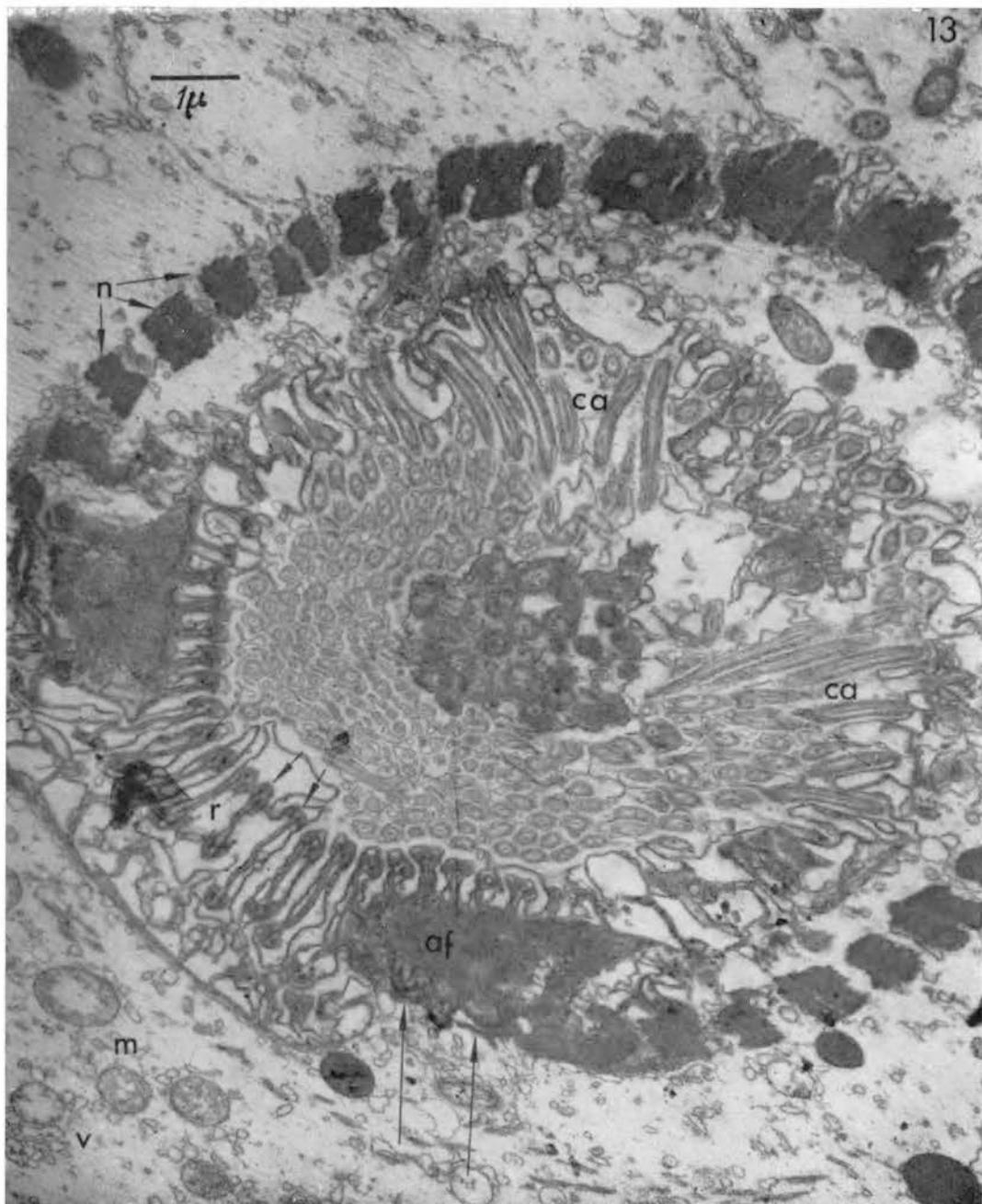
EMMANUEL FAURÉ-FREMIET

PLANCHE 3

FIG. 10. — *Nassula brunnea*; coloration au bleu de bromophénol mercurique après diffluence de l'endoplasme. La nasse et ses mémadesmes *n* sont colorés fortement ainsi que les ingesta *i*; les trichocystes fusiformes *t* apparaissent en clair.

FIG. 11. — Micrographie électronique (microscope R C A) d'une section longitudinale atrio-pharyngienne. *m*, *m*: rangées ciliaires orales; *r*: plissemens épiplasmiques et structures énigmatiques (flèches); *af*: anneau fibreux; *n*, mémadesmes; *ca*: ciliature atriale.

FIG. 12. — Micrographie électronique (prise au microscope Siemens par M. André) montrant, à très fort grossissement, la section longitudinale d'un némadesme avec les structures périodiques transversales.

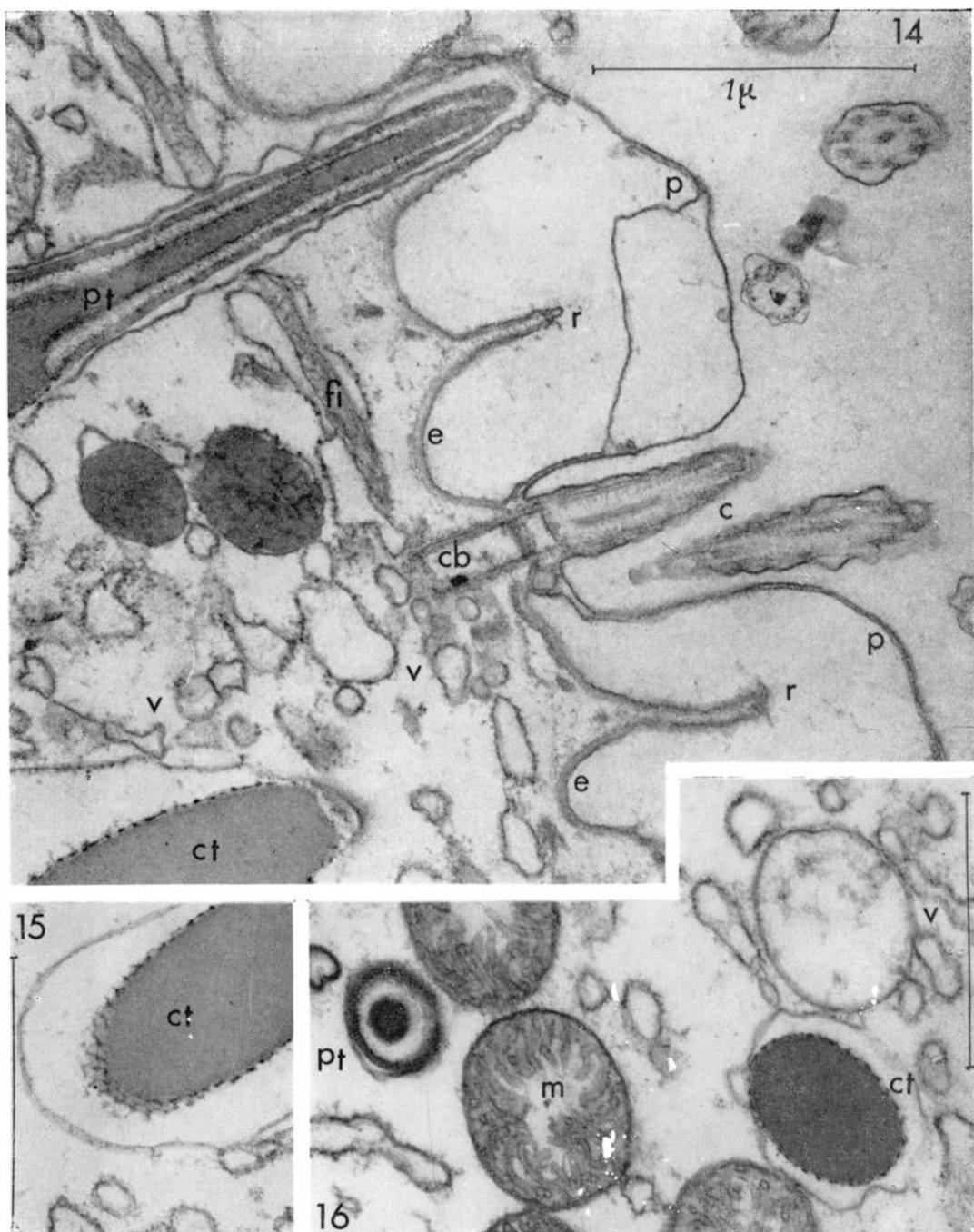


EMMANUEL FAURÉ-FREMIET

PLANCHE 4

FIG. 13. — Micrographie électronique d'une section à peu près transversale de l'atrium montrant deux fractions de l'anneau fibreux *af*, les mémadesmes *n*, les plissemens épiplasmiques *r* et les structures énigmatiques (flèches), la ciliature atriale profonde *ca*.

Le cytoplasme environnant contient des mitochondries *m* et les amas vésiculeux *v* du « reticulum endoplasmique ».



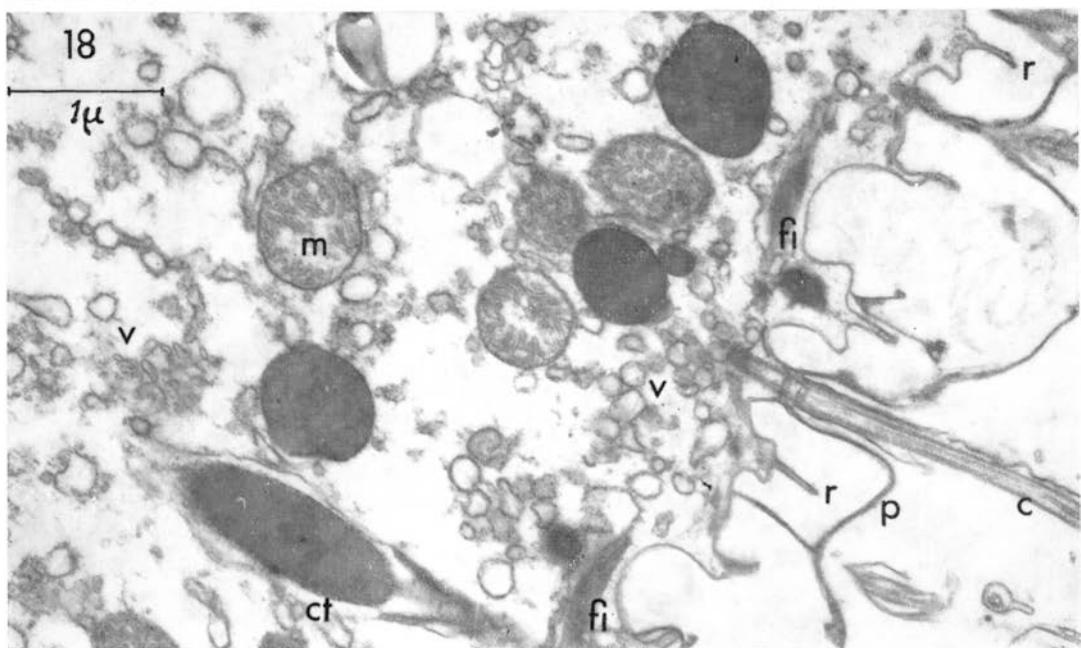
EMMANUEL FAURÉ-FREMIET

PLANCHE 5

FIG. 14. — Micrographie électronique d'une section normale à la surface de *Pararnassula brunnea*. *p* : double membrane pelliculaire; *e* : couche épiplasmique; *r*, *r* : crêtes épiplasmiques; *fi* : travées fibrillaires (cinétodesme?); *v* : vacuoles à paroi granuleuses (reticulum endoplasmique); *ct* : corps d'un trichocyste fusiforme; *pt* : pointe d'un trichocyste fusiforme coupée longitudinalement et montrant l'axe rigide entouré par une cape, ainsi que la membrane enveloppant tout le trichocyste et le tubule épiplasmique dans lequel est insérée la pointe.

FIG. 15. — *Idem*. Corps d'un trichocyste fusiforme et sa surface réticulée.

FIG. 16. — *Pt* : section transversale de la pointe et *ct* du corps d'un trichocyste fusiforme; *m* : mitochondrie; *v* : vésicules à paroi granuleuse.



EMMANUEL FAURÉ-FREMIET

PLANCHE 6

FIG. 17 et 18. —Micrographies électroniques normales à la surface de *Paranassula brunnea*. *m* : mitochondries; *v* : appareil vacuolaire à paroi granuleuse, particulièrement développée à la base des cils *c*; *fi* : travées fibrillaires; *ct* : corps et *pt* : pointe de trichocystes fusiformes; *r* : crêtes épiplasmiques.