

QUELQUES PRÉCISIONS SUR *STROBILIDIUM GYRANS SCHEWIAKOFF*

par

Gilbert Deroux

Station biologique de Roscoff

Résumé

La reprise, par le protéinate d'argent, de l'étude du *Strobilidium gyrans* Schew. complète les renseignements enregistrés jusqu'ici. L'asymétrie et la torsion des cinéties somatiques rendent compte de l'orientation cellulaire. La morphogenèse péristomienne, protégée à l'intérieur d'un repli cortical invaginé, semble identique à celle des Tintinnides. Elle diffère de celles des autres Oligotrichida car l'invagination reste superficielle. Elle ressemble à celle des Hypotriches Euplotidae, sauf en ce qui concerne la direction de croissance de l'ébauche qui, chez *Strobilidium*, s'enroule en couronne et subit une rotation d'ensemble par rapport à la surface cellulaire qui la porte.

INTRODUCTION

Historique

La dernière synthèse exhaustive à propos des familles constituant, jusqu'ici, un ordre des Oligotrichida est la mise au point taxonomique d'E. Fauré-Fremiet en 1969.

Les Oligotriches ont été considérés par de nombreux auteurs comme un ordre distinct et systématiquement équivalent à celui des Tintinnida (B.M. Honigberg et al., 1964).

A la lecture des diverses définitions classiques, il ressort que certains Oligotrichida ne se séparent finalement des Tintinnida qu'en raison de l'absence d'une « lorica » et par celle de quelques détails anatomiques tels que les « tentaculoïdes » adoraux. Il conviendrait donc d'apprécier la valeur systématique de telles dispositions d'un point de vue plus critique qui tiendrait compte de la distribution, entre chacun de ces deux « ordres », de caractères beaucoup plus fon-

damentaux, comme le type de l'infraciliature et les mécanismes de la morphogenèse.

La famille des Strobilidiidae de Kahl (1932) qui représente l'un des trois types constitutifs de l'ordre des Oligotrichida (Fauré-Fremiet, 1969) réunit quelques espèces dont la description comprend la plupart des dispositions communes aux Tintinnidés sauf la « lorica » et les « tentaculoïdes ». En particulier, elle se distingue de tous les autres Oligotrichida par la fermeture, en couronne complète, de la frange des membranelles adorales, ce qui amène la bouche à s'ouvrir à l'intérieur de ce péristome annulaire cilié et à perdre sa continuité anatomique avec une face ventrale du corps cellulaire.

Malheureusement, la plupart de ces espèces ont été vues sporadiquement, décrites incomplètement et certaines d'entre elles sont même soupçonnées d'appartenir réellement à des genres situés actuellement chez les Tintinnida dont les formes décrites auraient quitté naturellement ou accidentellement leur « lorica ».

Finalement, la seule base solide qui puisse confirmer la famille des Strobilidiidae Kahl 1932, est le genre *Strobilidium* Schewiakoff, 1893, avec trois ou quatre espèces connues (Stockes, 1887 ; Schewiakoff, 1893 ; Fauré-Fremiet, 1908, 1924), dont une seule est bien étudiée sous le nom de *Strobilidium gyrans* Schewiakoff.

Matériel et méthode

Le *Strobilidium* décrit ici est certainement très voisin du *Strobilidium gyrans* de Stokes, Schewiakoff et Fauré-Fremiet ; faute de pouvoir comparer les résultats anatomiquement précis des imprégneries argentiques actuelles avec ceux des méthodes employées auparavant, on peut justifier son assimilation à l'espèce *S. gyrans* par le fait que rien, dans ce qui le caractérise, n'est en contradiction avec les descriptions de telle ou telle des formes qui ont servi à l'établissement de l'espèce.

Les populations étudiées proviennent toutes de l'estuaire de la rivière de Plouescat, au tout début de son parcours marin, en aval du pont et de la vanne qui marquent les points les plus hauts atteints par la marée, en époque de vives eaux, dans l'anse de Kernic (Finistère). Cela veut dire que les animaux récoltés en cet endroit sont susceptibles de résister à des variations considérables, et généralement brutales, des caractéristiques physicochimiques de leur milieu. Il convient de préciser que ces récoltes correspondent à des prélèvements réguliers de collecteurs immergés à cet endroit ; or, la pose et la relève des collecteurs est faite en période de vives eaux. Il en résulte que les individus rapportés au laboratoire viennent de se trouver en période d'alternance maximale d'eau de mer peu dessalée et d'eaux saumâtres presque douces (écart pouvant aller, deux fois par jour pendant ces périodes, de $S = 3$ à 5 p. 1 000 jusqu'à la salinité moyenne de la Manche $S = 35$ p. 1 000).

Les *Strobilidium* se multiplient rapidement, entre le 3^e et le 10^e jour qui suit la récolte, dans un simple cristallisoir conservé au laboratoire et contenant l'eau qui accompagnait les collecteurs, com-

plétée par un essorage des Entéromorphes poussant autour du point d'immersion.

Les *Strobilidium*, comme beaucoup d'autres Oligotriches récoltés incidentement avec la faunule des biotopes interfaciaux (microbiotecton), ne font pas partie des organismes liés fondamentalement à ce type de milieu ; mais ces Ciliés très mobiles fréquentent le microbiotecton dans des conditions déterminées.

Des *Strombidium*, des *Halteria* et le *Strobilidium gyrans* évoluent au-dessus de la couche vivante et à l'intérieur du feutrage qu'elle détermine dans certains cas, au moment des émissions massives de spores flagellées provenant des Chlorophycées ou des Chrysophycées, à l'occasion d'un grouillement de Flagellés saprobes provoqué par une altération locale des équilibres d'oxygénation, ou aux époques de multiplication de certaines Diatomées moins incrustées à la paroi que les Navicules ou les *Cocconeis*, constituantes habituelles de la couche inférieure du microbiotecton éclairé.

Si les lames exposées remplissent ces conditions et que l'eau de récolte contient suffisamment de l'un de ces Oligotriches, on obtient très facilement, au laboratoire, des populations suffisamment denses pour y suivre leur cycle biologique.

La mise en évidence de l'infraciliature a été obtenue par des imprégnations au protéinate d'argent menées suivant la méthode, déjà décrite (Deroux et Tuffrau, 1965), qui permet de n'atteindre que les cinétosomes sans toucher aux autres structures et, particulièrement, sans colorer le macronoyau. Ainsi, une coloration nucléaire très spécifique au carmin aluné, pratiquée après le virage à l'or, rend possible une observation simultanée, pour chaque individu, de l'évolution nucléaire et des phénomènes infraciliaires au cours de la morphogenèse.

MORPHOLOGIE

Les caractères décrits ici sont basés sur l'observation de plusieurs centaines d'individus, tous rigoureusement conformes au plan commun, y compris par le nombre précis des éléments ciliaires ou cytoplasmiques cités. Mais il convient de rappeler l'origine unique et localisée des populations dont il s'agit. La variabilité peut, de ce fait, se trouver réduite vis-à-vis des normes de l'espèce répandue dans d'autres milieux parfois très différents.

A ce qui est déjà bien connu, cette étude apporte quatre précisions principales.

Les cinéties somatiques

Le corps, en toupie, est parcouru longitudinalement par cinq cinéties somatiques garnies de cinétosomes très argyrophiles (aspect volumineux à l'imprégnation) dont les cils courts semblent appliqués

contre la surface corticale par leurs extrémités libres projetées obliquement sur la droite de leurs points d'implantation (1).

Ces cinéties débutent, à leur sommet, à une distance notable au-dessous de la base de la couronne péristomienne. Elles ne sont pas parallèles à l'axe du corps, mais elles amorcent une hélice dextre en allant du pôle apical au pôle antapical. Cette disposition représente la conséquence d'une torsion sénestre du corps cellulaire lui-même (Fig. I, a, b).

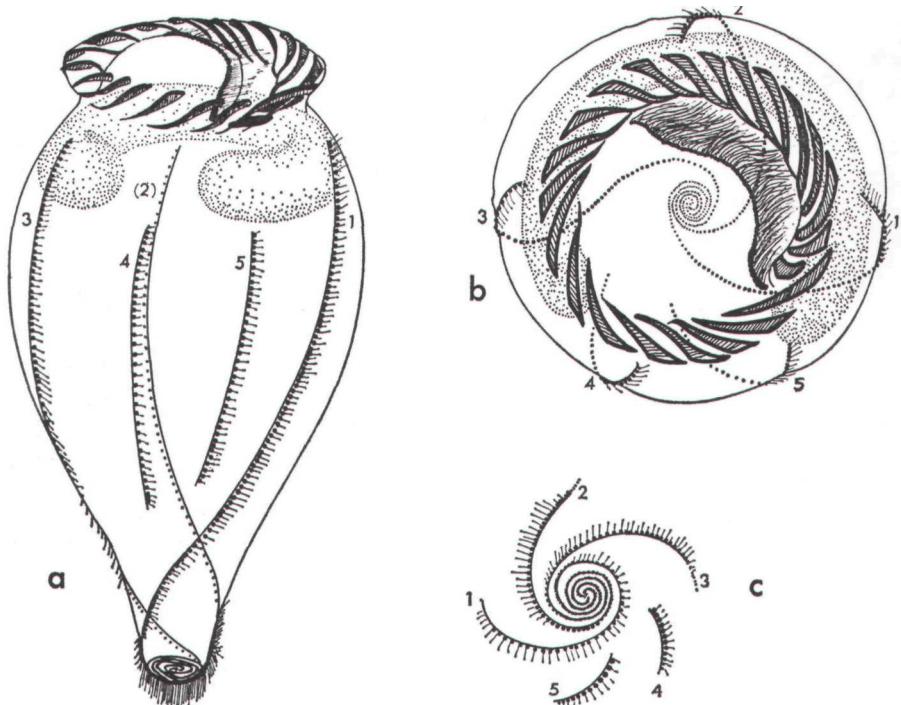


FIG. I
Morphologie de *Strobilidium gyrans*. - Schémas.

a : vue latérale droite ; b : le péristome en vue apicale ; c : la « *Scopula* », vue postérieure. Les cinéties somatiques sont numérotées 1, 2, 3, 4, 5 de gauche à droite par rapport au péristome.

(1) Le dépouillement des documents et des manuscrits inédits de E. Fauré-Frémiel, confiés après son décès au laboratoire de Biologie comparée des Protistes de l'Université de Clermont-Ferrand, nous a permis de retrouver des micrographies électroniques et une note manuscrite inédite à propos d'un *Strobilidium* qu'il avait déterminé sous le nom de *S. adherens*. Je remercie ici J. Grain responsable, en particulier, de ce qui concerne les Oligotrichida, de m'avoir communiqué les précisions suivantes.

Les cinétosomes des cinéties somatiques sont implantés au creux d'un sillon correspondant au tracé de la cinétie. En supposant que *S. adherens* ne soit pas fondamentalement différent de *S. gyrans*, c'est la paroi gauche de ce sillon, qui correspond à la surface corticale du corps cellulaire ; le côté droit est une lèvre, repliée de droite à gauche, qui recouvre, comme un ourlet, la base des cils courts à partir du dessus des cinétosomes qui leur donnent naissance. Une couche continue de périlemme, doublant la membrane cellulaire, tapisse à la fois la paroi gauche, le fond du sillon et le cil lui-même qu'elle rend solidaire de la lèvre longitudinale par une enveloppe commune. Des rideaux de microtubules s'étendent en nappes sous les parois, dans l'épaisseur de la lèvre et sous la membrane cellulaire du fond du sillon, perpendiculairement à la direction des cils et parallèlement à la cinétie.

Deux des cinéties somatiques sont interrompues avant l'effilement distal (Fig. I, 4 et 5), les trois autres se prolongent jusqu'à l'extrême (Fig. I, 1,2 et 3).

La Scopula

Les trois cinéties complètes s'enroulent au pôle antapical, les unes autour des autres, en trois spirales conjuguées dans le sens de rotation amorcé dans leur parcours isolé. Elles constituent ainsi la *Scopula*, responsable d'une sécrétion solidifiable (Planche I, 1 ; Fig. I, c). Au moyen du fil ainsi obtenu, l'animal se fixe sporadiquement au substrat et virevolte au-dessus à une distance variable, généralement supérieure à ses propres dimensions. Pendant un certain temps, le *Strobilidium* fonctionne à la manière d'un organisme filtreur sessile, mais il rompt spontanément cette attache pour nager librement et se fixer éventuellement ailleurs.

La couronne ciliée

La frange adorale fermée et le bourrelet circulaire continu qui la porte, délimitent une aire péristomienne apicale, à l'intérieur de laquelle s'ouvre le cytostome au fond d'un court infundibulum et sous la protection, à sa droite, d'une élévation corticale garnie de la ciliation extrêmement développée de la cinétie parorale (Fig. I, b).

Dans les populations originaires de Plouescat, la frange adorale se compose de 22 à 23 membranelles dont, seules, les deux dernières sont purement orales ou « infundibulaires » (1).

L'emploi, apparemment plus simple, des termes « *membranelles orales* », à l'égard des « *infundibulaires* », opposées aux *membranelles adorales* », qui les précèdent, risquerait de faire perdre au qualificatif « *adorai* » son sens originel et fondamental. « *Adorai* » désigne, dans ces trois ordres, les formations ciliaires du système cytostomien qui se développent à sa gauche et les distingue des formations droites, appelées « *parorales* ».

L'ensemble constituant la « frange des membranelles adorales » peut être considéré comme homologue dans les trois ordres. Il n'en va pas de même pour les séries variées de ces membranelles qui, d'une espèce à l'autre, peuvent se trouver annexées à divers types d'infundibulum ou à tous autres accidents morphologiques survenus le long de la « frange adorale » (par ex. : les coupures en secteurs isolés des franges adorales chez *Uronychia*, chez *Aspidisca*, chez *Diophrys*, etc., A.C. Borror, 1972).

Les deux membranelles adorales infundibulaires, engagées entièrement sur la paroi gauche de l'infundibulum cytostomien sont

(1) Remarque : Pour être clair, parlant d'Hétérotriches, d'Hypotriches ou d'Oligotriches, j'appelleraï « *membranelles adorales infundibulaires* » celles des membranelles de la garniture gauche de la bouche qui se trouvent engagées dans un infundibulum plus ou moins prononcé autour du cytostome. Les « *membranelles adorales péristomiques* » seront celles qui s'étalent, au moins en partie, sur les surfaces corticales directement exposées au milieu extérieur.

courtes. La membranelle qui les précède immédiatement, beaucoup plus longue, pénètre elle aussi dans l'infundibulum par une extrémité parallèle à ces deux dernières, mais elle prend sa place, par l'autre extrémité, sur la lèvre péristomienne en complétant la couronne ciliée qu'elle contribue à refermer sur elle-même. La couronne ciliée péristomienne proprement dite est donc formée de 20 à 21 membranelles (Fig. I, b).

Le macronoyau

D'un individu à l'autre, en dehors des phases terminales de la bipartition et, probablement aussi, en dehors du moment de la conjugaison, le macronoyau ne varie ni par son volume (relativement à la taille individuelle des cellules) ni par sa situation. Il forme un arceau boudiné de trois quarts de cercle, sous-jacent au bourrelet péristomien, et s'interrompt devant le secteur cytostomien, caractérisé par les deux alignements somatiques incomplets (Fig. I, a, b).

QUELQUES PRÉCISIONS SUR LA MORPHOGENÈSE PÉRISTOMIENNE

Apparition de l'ébauche

Dans tous les cas observés, l'ébauche, déjà nettement visible, apparaît et poursuit tout son développement sur le flanc du secteur délimité par les cinéties somatiques 1-2 (Planche I, 2, 3).

Au cours des premiers stades reconnus ici, le *primordium* est déjà un petit champ ovale de grains argyrophiles serrés, plus denses postérieurement et sur la gauche ; il comporte cependant sur sa droite une ligne argyrophile très nettement distincte (Fig. II, a, é).

Creusement de l'ébauche

Progressivement, le champ cortical porteur de l'ébauche se creuse en une cuvette dont les bords délimitent approximativement le périmètre cortical occupé par les cinétosomes du *primordium*.

Dans le même temps, l'organisation des cinétosomes en alignements parallèles débute à partir de la partie apicale de l'ébauche, encore orientée, à ce stade, de haut en bas, parallèlement à l'axe longitudinal de la cellule-mère (Fig. II, a, é et Fig. III, a, g).

Cette organisation est l'origine des futures membranelles adorales ; elle se propage de l'extrémité antérieure vers l'extrémité postérieure de l'ébauche.

La ligne argyrophile droite s'épaissit tout en restant parallèle au plus grand diamètre de l'ébauche ; elle se distingue nettement du champ gauche des membranelles en formation. C'est l'ébauche de la cinétie parorale dont il est dès lors possible de suivre la croissance et la différenciation (Planche I, 4).

Invagination de l'ébauche

La cuvette se creuse de plus en plus en une cupule qui tend à devenir semisphérique en s'enfonçant sous le cortex du secteur 1-2 tout en accroissant très progressivement son diamètre. L'ébauche imprégnable cinétosomienne, elle, continue de s'étendre et son allongement, sur une surface devenue interne, l'amène à se recourber sur une aire coronale de plus en plus complète le long de la surface concave du creux semisphérique (Fig. III, b).

La portion la plus anciennement organisée de l'ébauche adorale, c'est-à-dire l'avant, ou l'extrémité distale de la frange adorale future,

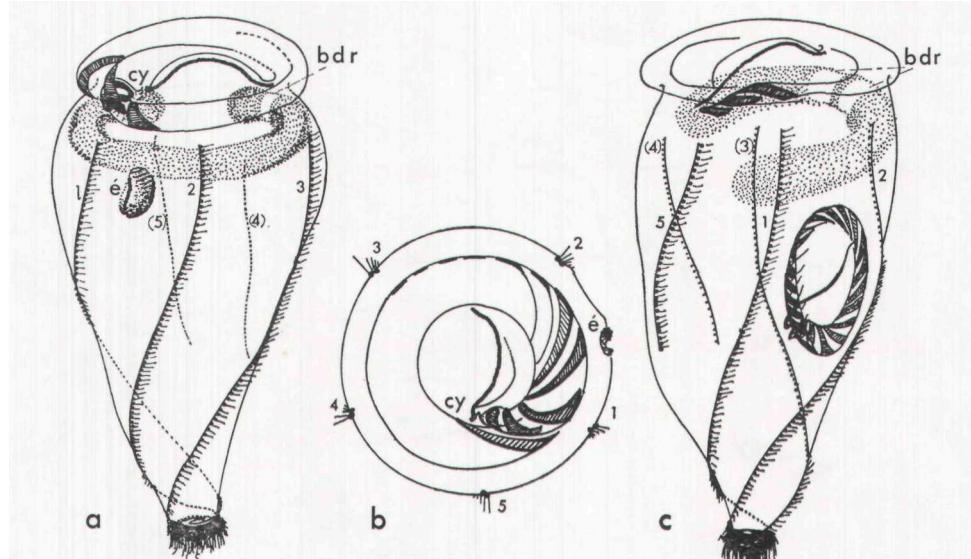


FIG. II
Strobilidium gyrans

Place et évolution de l'ébauche péristomienne. - Schémas.
a : ébauche en début d'évolution dans le haut du secteur 1-2, départ des bandes de réorganisation chromatique ; b : vue apicale, le début du creusement de l'ébauche ; c : péristome de l'opistosome complet mais encore invaginé ; bdr : bandes de réorganisation ; cy : cytostome ; é : ébauche.

apparaît donc en surplomb. Pour un observateur regardant la face ventrale de l'extérieur, elle se trouve ainsi placée au-dessus de la partie encore relativement anarchique où se rejoignent le bas de la parorale et le bas de la frange adorale (Fig. III, c).

Sur le bord paroral de l'invagination, une ouverture vers l'extérieur reste quelques temps visible ; elle permet de bien distinguer l'évolution de l'ébauche parorale, traversant le fond de la cupule sur les trois quarts de son diamètre et portée par une zone corticale légèrement en relief.

Rotation de l'ébauche

Quand la plus grande partie des vingt premières membranelles adorales est franchement délimitée, un second processus dynamique, propre au *Strobilidium*, intervient (1).

Il se produit une rotation rapide, relativement à la durée totale de la morphogenèse. L'ensemble de la figure formée par la frange

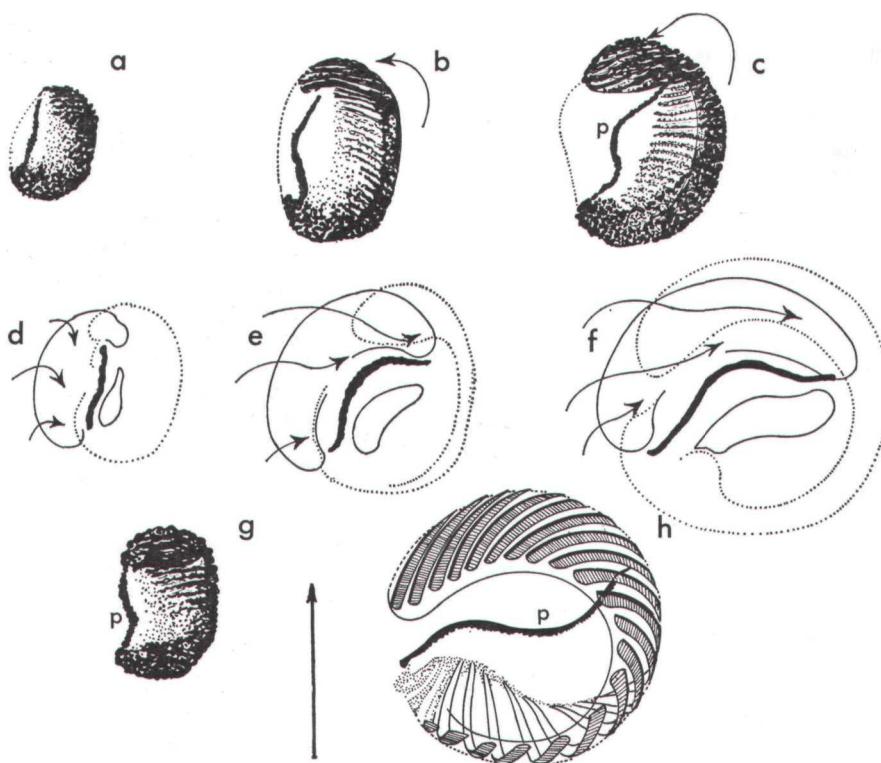


FIG. III
Strobilidium gyrans

Croissance de l'ébauche et mouvements morphogénétiques. - Schémas.

a), b), c) : différenciation des membranelles adorales et invasion du plafond de l'invagination par l'allongement de la frange adorale ; d), e), f) : creusement du plan profond de l'invagination au cours de la rotation de l'ébauche (en pointillé : les limites des surfaces internes occupées par les cinétosomes adoraux) ; g) et h) : orientation de la parorale avant et après la rotation, la flèche indique la direction du péristome du proter ; p : cinétie parorale.

striée adorale et le tracé plus ou moins diamétral de la cinétie parorale bascule d'un quart de tour *dans le sens des aiguilles d'une montre*. La parorale, jusqu'ici quasi parallèle à l'axe cellulaire, passe à une inclinaison presque orthogonale par rapport à lui (entre 70° et 90°) (Fig. III, d, e, f et Planche I, 5 et 6).

(1) Les images connues des Tintinnides en morphogenèse suggèrent qu'aux mêmes stades les mêmes processus interviennent d'une manière identique (Film cinématographique de K. Gold - IV^e Congrès international de Protistologie - Clermont-Ferrand, 1973).

La partie profonde de la cupule enfermant toute l'ébauche s'est en même temps légèrement soulevée suivant le gonflement de la crête corticale qui soutenait l'ébauche parorale ; si bien que le creux, jusqu'ici sphérique, tend à prendre la forme d'un segment de sphère dont les surfaces sécantes seraient elles-mêmes sphériques mais à plus grand rayon de courbure, celle du dessus représentant la surface corticale de la cellule-mère (Fig. III, h).

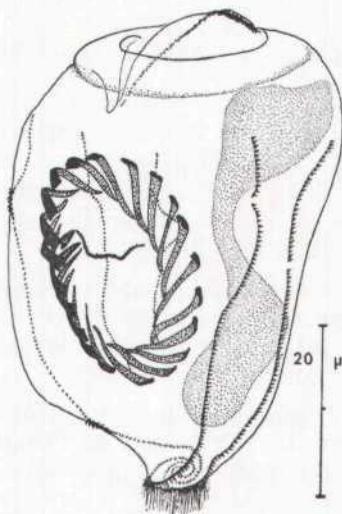
Il semble bien, à ce moment, que la cavité soit complètement ou presque complètement incluse sous le cortex du secteur 1-2. La question de la fermeture totale de l'invagination, ou de la permanence d'une ouverture quelque part le long du bord de la frange adorale en croissance, ne pourra trouver de réponse assurée qu'au moyen de coupes convenablement orientées et pratiquées au stade adéquat du phénomène.

Ouverture du nouveau péristome

Une fois la rotation achevée, les dernières membranelles adorales péristomiques et les membranelles infundibulaires apparaissent ; la

FIG. IV
Strobilidium gyrans

Un des stades morphogénétiques les plus avancés, dessin à la chambre-claire, imprégnation au protéinate d'argent. Les cinéties somatiques n° 4 et 5 sont visibles par transparence de même que l'infundibulum buccal du proter dont la couronne péristomienne n'a pas été représentée.



frange des membranelles adorales complète se dispose en couronne sur une large bande de la paroi interne de l'invagination, d'abord obliquement et sur une grande superficie relative. En effet, chaque plaque basale atteint un développement voisin de sa taille définitive avant que la cupule invaginée ne se soit élargie jusqu'à atteindre le diamètre d'un péristome adulte.

Lorsque ce diamètre est atteint, la topographie interne reproduit celle du péristome du proter à l'exception du rayon de courbure des membranelles péristomiques qui reste concave et amène les cils fonctionnels à battre en position centripète.

Il est difficile de saisir le moment de l'ouverture du nouveau péristome. Ce qui est visible, c'est la différence entre les stades à

membranelles concaves et les stades à membranelles convexes qui indiquent la fin de l'invagination de l'ébauche et la transformation du tore périphérique creux en bourrelet circulaire péristomien. Les individus, surpris dans cet état, nagent avec deux appareils propulseurs approximativement opposés. Ces stades correspondent, sur les préparations colorées, aux moments où le remaniement, dans le macronoyau, est achevé puis à ceux où, de semi-circulaire, il passe successivement par un état massif perpendiculaire à l'ancien péristome puis à l'étirement en forme d'haltère.

Les deux péristomes fonctionnels sont parfaitement homothétiques puisque l'on peut passer, par un simple glissement géométrique, de l'une des figures à l'autre sans leur faire quitter la surface porteuse commune (Planche I, 7 et 8).

Malheureusement les préparations des individus les plus avancés, obtenues parmi ces phases terminales de la morphogenèse, ne montrent encore aucune trace de la bipartition cellulaire proprement dite et leurs cinq cinéties somatiques ne semblent même pas encore avoir entamé les processus préalables à la rupture (Fig. IV).

LES REMANIEMENTS NUCLÉAIRES

Dès le moment où le primordium buccal opisthien se manifeste dans le secteur 1-2 par une petite plage imprégnable encore informe (Fig. II, a, bdr), une bande claire apparaît à chaque extrémité du boudin nucléaire, respectivement en face des secteurs 3-4 et 5-1 (Planche I, 2 et 3).

Au cours de la morphogenèse, le remaniement chromatique se propage sous la forme de ces deux bandes claires depuis les extrémités jusqu'au milieu du macronoyau, à proximité de l'alignement n° 2 (Planche I, 6, 7 et 8).

La réorganisation se termine par la jonction des deux bandes au stade où l'invagination de l'ébauche s'est ouverte et où les membranelles des deux péristomes battent à l'extérieur (Fig. II, c, bdr).

DISCUSSION

Les constatations exposées ici ajoutent plus que de simples détails à la somme des faits enregistrés jusqu'à la mise au point d'E. Fauré-Fremiet (1969). Les questions soulevées, tant à l'examen morphologique qu'après une reconnaissance partielle des phases de la morphogenèse, devraient apporter quelques correctifs à nos idées sur la place des espèces proches du genre *Strobilidium* parmi les Oligotrichida et même sur les rapports qui peuvent exister entre les Oligotrichida, les Hypotrichida et les Heterotrichida.

Les problèmes de l'orientation cellulaire

Des caractères communs aux Tintinnides et au genre *Strobilidium*, tels que la fermeture péristomienne, l'activité sécrétoire (fil ou lorica), l'effilement libre de la pointe antapicale du corps et, bien entendu aussi, l'emplacement apparemment latéral où s'effectuera la morphogenèse péristomienne de l'opisthe, différencient grandement ces deux types d'Oligotriches à la fois des Halteriidae et des Strombidiidae.

Malgré les différences de leurs garnitures somatiques postérieures, les Strombidiidae, comme les Halteriidae, possèdent une face ventrale définie au minimum par l'endroit où l'infundibulum buccal se prolonge au-dessous de l'ouverture de la couronne péristomienne.

Quelles parties d'un *Strobilidium* pourraient-elles être considérées comme homologues, en dehors des surfaces corticales délimitées à l'intérieur du bourrelet péristomien ?

La question de l'orientation d'une telle cellule se pose donc à la fois vis-à-vis de son plan de symétrie antéro-postérieur et vis-à-vis de sa partition dorso-ventrale.

Le volume cellulaire, symétrique par rotation autour de son axe, est néanmoins très précisément orienté par chacune des dissymétries de ses éléments internes ou corticaux. Cette orientation stricte et facilement observable est le repère principal dans l'interprétation des phénomènes dynamiques de la morphogenèse.

C'est pourquoi il était indispensable de la traduire dans la description des structures qui la mettent le mieux en évidence.

La numérotation des cinq cinéties somatiques longitudinales répondait à cette nécessité ; mais le choix d'un point de départ a posé un problème dont la solution n'est pas évidente a priori.

Les compter de 1 à 5, en sens rétrograde par rapport au plan péristomien vu de face, en commençant par la première des cinéties complètes sur la gauche morphologique de la bouche, n'est pas complètement arbitraire. D'une part, cet ordre correspond au sens de la torsion cellulaire indiquée par la spiralisation des cinéties et par l'enroulement de celles qui forment la *Scopula*, d'autre part, il évoque une homologie avec les secteurs somatiques dorsaux de certains Hypotriches (*Euplotes*, *Aspidisca*, *Diophrys*, *Uronychia*, etc.) qui comportent des alignements de gros cinétosomes porteurs de cils raides et épais et, à première vue, très semblables aux cinéties somatiques de *Strobilidium*.

S'il s'agissait de cinéties à homologies dorsales, elles se trouveraient ainsi en position classique ; elles se terminent avec l'espace-ment habituel, tout le long du rebord externe de la frange des membranelles adorales, exactement comme des cinéties dorsales de Sporadotrichina (Euplotidae, etc.) ; c'est l'extension de cette frange jusqu'à la fermeture du cercle qui entraînerait les particularités du reste de leur situation sur le cortex de *Strobilidium*.

De toute manière, la zone méridienne buccale détermine anatomiquement et fonctionnellement une partie gauche et une partie droite

du cortex cellulaire chez tous les Ciliés à bouche ventralisée : le sens d'une numérotation en découle. La seule ambiguïté réelle qui pourrait entraver ce choix, jusqu'à la découverte de rapports cytologiques plus précis, est notre ignorance du degré de torsion d'un bout à l'autre ; c'est la question de savoir si la torsion des parois externes au péri-stome se répercute sur celle du péri-stome lui-même ou non, voire même si les éléments à l'intérieur des limites du bourrelet n'obéissent pas à une torsion en sens inverse. Les détails de la morphogenèse démontrent le bien-fondé de ces hésitations.

Tant que la toute première origine du primordium péri-stomien n'aura pas été reconnue et tant qu'il manquera les tout derniers stades de la bipartition, au moment où les cinq alignements dédoublés se répartissent entre le nouveau péri-stome opisthien et celui du proter, aucune justification d'un ordre absolu ne peut être donnée au rangement arbitraire qui attribue les n°s 4 et 5 aux deux cinéties incomplètes, considérées comme la fin de la série.

Les particularités de la morphogenèse

La suite des événements décrits au cours de la morphogenèse de l'opisthe avant la bipartition, chez *Strobilidium gyrans*, doit son originalité à la conjugaison de quatre circonstances distinctes :

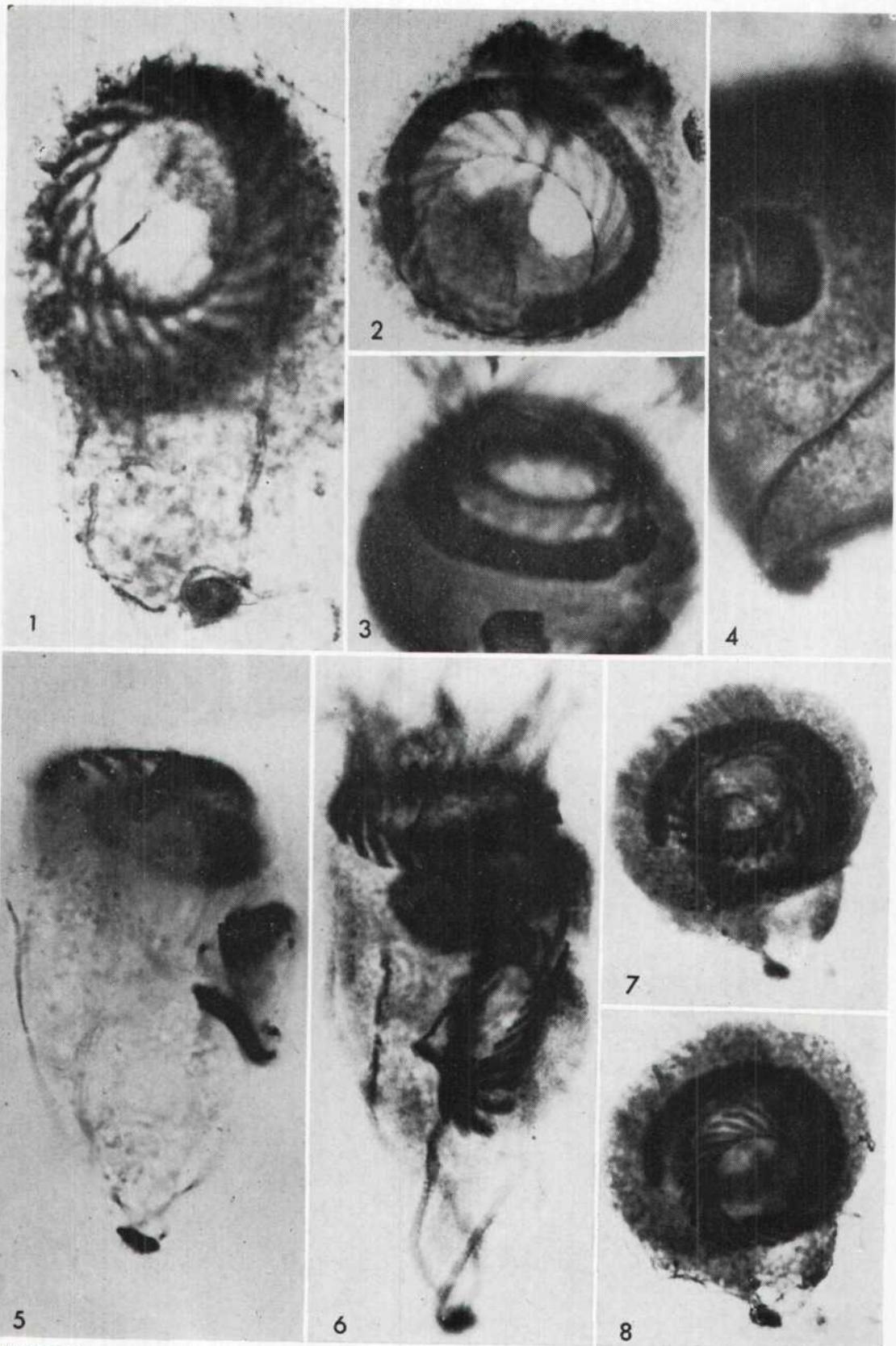
1. le déroulement de l'organisation des cinétosomes dans l'ébauche (Fig. III, a, b, c) ;
2. son inclusion dans une poche de cortex invaginé sous la surface corticale de la cellule (Fig. III, d, e, f ; Planche I, 5) ;
3. l'emplacement de l'ébauche par rapport à l'orientation cellulaire (Fig. II, b) ;
4. la rotation de l'ébauche sur elle-même sans déplacement par rapport à la cellule (Fig. III, g, h).

Le modèle « Hypotrichie »

Les deux premières circonstances se retrouvent à des degrés de perfection plus ou moins avancés chez les autres Oligotrichida et chez les Hypotrichida où le *primordium* est d'emblée isolé des structures infraciliaires voisines, par exemple chez les Sporadotrichina où les descriptions très précises concernent surtout les Euplotidae.

PLANCHE I *Strobilidium gyrans*

1 : la Scopula ; 2 et 3 : ébauche au début, départ des bandes de réorganisation chromatique ; 4 : première organisation de l'ébauche ; la parorale est dans l'axe de la cellule, les membranelles adorales s'individualisent en commençant par les plus éloignées de l'origine ; 5 : profil de l'ébauche, à l'intérieur de l'invagination, au moment de la rotation ; 6 : après la rotation, l'ébauche achevée mais encore incluse ; 7 et 8 : stade des deux péri-stomes fonctionnels ayant la bipartition ; 7 : mise au point sur le péri-stome du proter (à travers la cellule) ; 8 : mise au point sur celui de l'opisthe (face à l'observateur). *Imprégnations au protéinate d'argent.*



La progression en sens inverse de l'allongement de la future frange adorale vers le haut et de la différenciation en membranelles du haut vers le bas est commune à tous les ordres désignés jusqu'ici comme « Spirotriches ». Mais c'est la similitude des phénomènes d'invagination chez *Strobilidium* et chez la plupart des Euplotidae qui est la plus frappante.

Il suffit de reprendre la suite des dessins de E. Chatton et J. Séguéla (1940) sur *Euplates patella* ou, plus récemment, ceux de J.N. Wise (1965) sur *Euplates eurystomus* pour constater que :

— 1° dans les deux cas, la fermeture est assez complète pour qu'à certains moments on ne sache pas s'il reste une communication avec l'extérieur ou non ;

— 2° dans les deux cas, la cavité s'accroît suffisamment en volume pour permettre le développement de la frange jusqu'à l'achèvement de la différenciation de toutes ses membranelles ;

— 3° la chronologie de la fermeture puis de la réouverture, rapportée à la durée totale de la morphogenèse, est du même type.

L'étude, même superficielle, sur des lames écologiques rassemblant les Ciliés littoraux les plus fréquents, des autres espèces d'Euplotidae communes, confirme la généralité d'une invagination du secteur cortical où apparaît l'ébauche. Les différences sont quantitatives, en profondeur et en durée de l'enfouissement : l'invagination est moins profonde et plus vite réouverte, chez les *Uronychia*, en pleine zone dégagée de la face ventrale ; elle est plus mince et nettement gauchie en fente tordue chez les *Aspidisca* sous le relief du péristome précédent.

Les modèles « Oligotriches »

Chez *Strobilidium*, comme chez les Euplotidae, la cavité où se développe l'ébauche reste proche de la surface du corps ; un simple repli cortical l'isole du milieu extérieur.

Les images connues, graphiques ou cinématographiques (K. Gold, 1973), des étapes successives de la morphogenèse de quelques Tintinnides, suggèrent un processus complètement identique.

Pour les autres Oligotriches, Halteriidae et Strombidiidae, nous ne disposons que de documents partiels et anatomiquement très incomplets. Le plus connu est l'étude de Fauré-Fremiet (1953) sur *Halteria grandinella* O.F. Müller, *Strombidium sulcatum* (Clap. et Lachm.) et *Strombidium oculatum* Grüber. Fauré-Fremiet soulignait lui-même l'impossibilité d'obtenir de bonnes images sur les Oligotriches avec les méthodes au nitrate d'argent (note 1, p. 213) et la carence des premiers stades d'apparition de l'ébauche.

En ce qui concerne *Halteria grandinella*, Fauré-Fremiet souligne la ressemblance des premiers stades évolutifs avec ceux, déjà cités, que décrivaient Chatton et Séguéla (1940) pour *Euplates*. La suite des images ne permet pas de savoir si l'ébauche s'enfonce ou si elle évolue superficiellement.

Il semble bien, au contraire, que le mode d'invagination des ébauches dans la famille des Strombidiidae soit assez différent à cause de

l'évolution en profondeur de la poche elle-même. Il ne s'agit plus d'une différenciation relativement superficielle sous un simple repli, fermé ou non, de l'ectoplasme parental, mais d'un tunnel qui entraîne

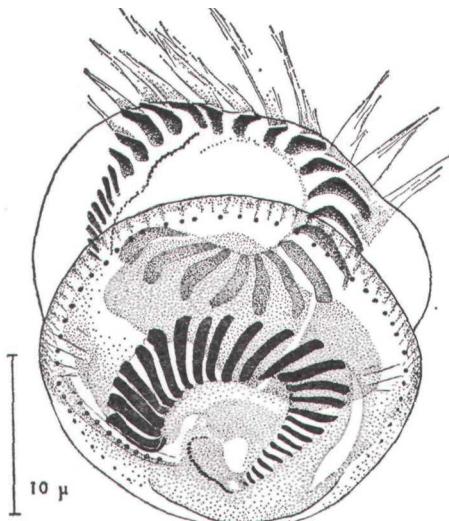


FIG. V
Strombidium sulcatum
du schorre de Plouneour-Trez

Stade avancé de la morphogénèse, vue par l'arrière de la face latéro-dorsale gauche. Dessin à la chambre-claire, imprégnation au protéinate d'argent. C'est le seul angle d'où l'on puisse constater facilement l'homothétie de l'ébauche interne avec le péristome du proter, à condition de se rendre compte que les éléments ciliés sont implantés au plafond de la cavité morphogénétique.

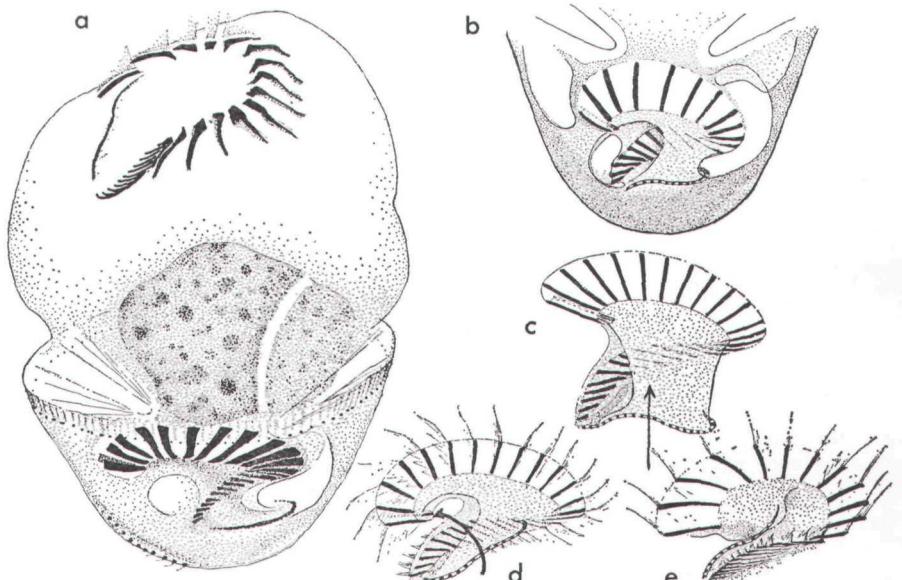


FIG. VI
Strombidium sulcatum

a : dessin à la chambre-claire, aspect latéral gauche d'un stade un peu moins avancé (cf. Fig. V), la spiraliation de l'invagination peut donner l'illusion d'une orientation inversée de l'ébauche ; b : schématisation des surfaces courbes occupées par la frange des membranelles adorales (en plafond) et du tracé columellaire de la cinétié parorale (en traits interrompus) ; c, d, e : passage sans changements d'orientation à la position définitive du péristome ; c : résorption du tractus columellaire ; d : résorption de la cavité hypostomienne (l'ébauche est encore en plafond) ; e : simple glissement sphérique passant de la perspective en surplomb à une position apicale normale.

l'ébauche sur ses parois à mesure qu'il fore l'intérieur de l'endoplasme cellulaire. C'est la forme ou l'importance volumétrique de la cellule qui peut alors être responsable des différences apparentes entre le modelage du nouveau péristome chez *Strombidium sulcatum* et chez *Strombidium oculatum*. Dans la cellule, petite et ramassée, de *S. sulcatum*, la poche, en s'enfonçant, forme un chenal très vite proche du pôle antapical ; elle amorce donc aussitôt un virage de trois quarts de cercle qui dessine, en creux, directement la forme du futur péristome.

L'ébauche se différencie sur les parois du plafond (partie adorale) et de l'espace columellaire réservé au centre du creux (parorale) de ce chenal semi-circulaire (Fig. V et VI). Au contraire, l'allongement en hauteur de *S. oculatum* amène l'invagination à s'étendre dans l'axe de la cellule, dans un premier temps, et sa courbure finale se dessine mieux sur le côté de la cellule mère. Dans les deux cas c'est l'inversion optique, due à l'implantation en creux des cinétosomes, qui a pu faire croire à une inversion morphologique de l'orientation entre le péristome du proter et celui de l'opisthe, car des imprégnations au protéinate d'argent sur *Strombidium sulcatum* (récoltés pendant l'automne 1970 dans les mares du schorre de Plouneour-Trez, Finistère) montrent assez bien la parfaite homothétie de l'ébauche avec le péristome fonctionnel (Fig. V ; Fig. VI, a et e).

Ainsi, chez les Strombidiidae, c'est la forme de la pénétration interne de l'invagination qui détermine par sa propre direction de croissance la courbure du nouveau péristome ; l'ébauche, elle, se contente de s'allonger en cours de différenciation le long des parois qui lui sont offertes.

Les spécificités du modèle " *Strobilidium* ".

C'est l'emplacement de l'ébauche et sa rotation sur elle-même en cours de différenciation qui contribuent le plus à isoler ce type de morphogenèse de tous ceux qui lui ressemblent par ailleurs.

Quelle que soit la signification qu'on attribue aux cinéties soraatiques de *Strobilidium*, l'apparition de l'ébauche dans le secteur 1-2 est insolite. Le manque de renseignements sur les tout premiers stades, aussi bien chez les autres Oligotriches que chez les Strobilidiidae, n'autorise aucune comparaison. Il est seulement possible de suggérer l'action de deux facteurs supposés : l'absence d'une face ventrale, où normalement devrait se développer l'ébauche, et les phénomènes de torsion cellulaire évoqués à propos de la morphologie.

La rotation du nouveau péristome, déjà en partie différencié, traduit l'importance des mouvements corticaux dans l'édification des opisthes sur des territoires cellulaires hautement différenciés où les modelages complexes doivent créer *de novo* des formes anatomiques incompatibles avec celles qui préexistent sur la cellule-mère. La poche quasi-incubatrice des Euplotidae permet un modelage du nouveau péristome au-dessous du territoire toujours occupé par la frange adorale fonctionnelle ; il en est de même pour la poche circulaire des *Strobilidium* et pour les canaux internes des Strombidiidae. La rotation n'est qu'une manifestation supplémentaire de l'action morphogéné-

tique du cortex ; son effet est d'amener un parallélisme parfait du nouveau péristome avec celui du proter sur la surface qui les supporte tous les deux. Dans le cas du *Strobilidium*, l'homothétie des deux péristomes n'aurait jamais pu être mise en doute mais, au début du développement, le décalage angulaire est important, probablement en fonction du degré de la torsion cellulaire. L'angle de rotation qui ramène l'équilibre pourrait donc bien représenter simplement un phénomène de régulation par détorsion compensatrice à chaque génération.

Le macronoyau

On retrouve chez les Oligotrichida et chez les Hypotrichida, les mêmes types de macronoyaux en une, deux ou plusieurs masses où le remaniement chromatique précède et accompagne la morphogénèse sous forme d'une bande claire à propagation longitudinale.

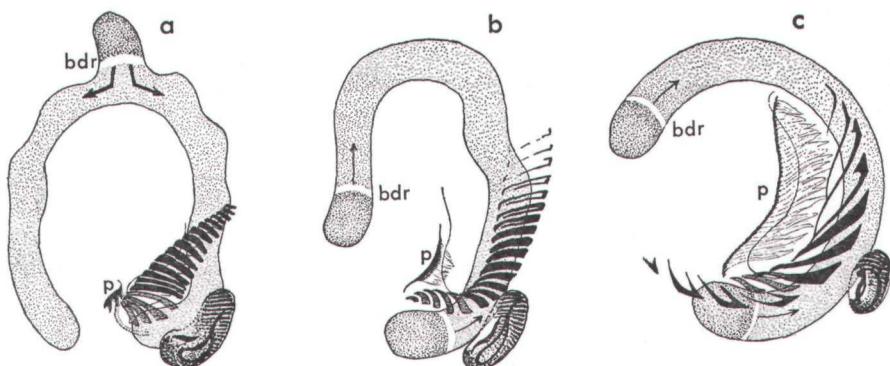


FIG. VII

Schémas. — Comportements comparés des macronoyaux et des invaginations morphogénétiques chez *Strobilidium* et chez deux types d'Hypotriches à une seule masse macro-nucléaire.

a : genre *Aspidisca*, bandes à parcours centrifuges, invagination progressant en oblique uniquement par l'extrémité terminale de l'ébauche ; b : genre *Euplotes*, deux bandes à parcours centripètes, invagination progressant à la fois très longuement par le haut, mais aussi vers le bas ; c : genre *Strobilidium*, deux bandes à parcours centripètes, invagination à accroissement diamétral, l'ébauche se réfléchissant vers son point d'origine ; bdr : bande de réorganisation ; p : cinétique parorale.

Chez presque tous les Oligotriches, y compris chez les Tintinnides, chaque masse nucléaire isolée est parcourue par sa propre bande de réorganisation, toutes les bandes, dans chacune des masses, se propageant simultanément dans l'individu en remaniement. C'est exactement le cas, par exemple, chez certains Euplotidae : les *Diophrys* et les *Uronychia*.

Chez *Strobilidium*, le type de réorganisation à deux trajets conjugués dans une seule masse nucléaire peut être rapproché de celui des deux genres *Euplotes* et *Aspidisca*. Comme celle des *Euplotes*, les bandes claires se propagent, ici, en direction centripète, à l'inverse de celles des *Aspidisca* qui se dirigent vers les extrémités distales du macronoyau unique (Fig. VII, a, b, c).

Il est bon de rappeler, à ce propos que, chez les *Aspidisca*, la surface limitante du macronoyau forme toujours une pointe ou une sorte de protrusion, à la jonction de ses parties droite et gauche. Au contraire, le macronoyau semi-circulaire de *Strobilidium* (Fig. VII, c), comme le macronoyau arqué des *Euplates* (Fig. VII, b), est assez régulièrement cylindrique d'un bout à l'autre. Or, chez *Aspidisca*, les bandes de réorganisation à parcours centrifuges sont d'abord confondues dans la pointe centrale antérieure (Fig. VII, a) avant de se séparer dans chacun des deux bras, comme si la masse unique de ce macronoyau résultait d'une fusion de deux éléments jointifs accolés par leurs extrémités les plus susceptibles de fusionner complètement. La jonction des masses élémentaires chez les *Strobilidium* et les *Euplates* s'est apparemment effectuée dans l'orientation inverse.

Aucun des éléments d'orientation, internes ou corticaux, ne doit être négligé pour comprendre des organismes parvenus à un tel degré d'évolution. Les macronoyaux, relativement mobiles dans le centre cellulaire de Ciliés moins strictement définis dans chaque détail anatomique, sont, ici, fixés morphologiquement et leur silhouette elle-même est utilisée pratiquement en systématique (Tuffrau, 1960).

Ces espèces en sont arrivées à intégrer, dans des systèmes fixes, jusqu'à la dynamique et à la chronologie des événements fonctionnels ailleurs imprévisibles ou, en partie, aléatoires.

L'orientation des macronoyaux et les analogies de leur fonctionnement représentent, réellement, une présomption supplémentaire d'affinité entre les *Strobilidium* et les *Euplates*.

ление роста зачатка перистома *Strobilidium* напоминает таковое у *Hypotricha* *Euplotidae*. Зачаток закручивается венчиком и претерпевает вращение по отношению к несущей его клеточной поверхности. Это приводит пароральную кинету, которая сначала лежит параллельно клеточной оси, в новое положение параллельное кинете протера.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- HORROR, A.C. 1972. — Revision of the Order Hypotrichida (Ciliophora, Protozoa). *J. Protozool.*, 19, pp. 1-23.
- CHATTON, E. et SEQUELA, J., 1940. — La continuité génétique des formations ciliaires chez les Ciliés Hypotriches. Le cinétoème et l'argyrome au cours de la division. *Bull. biol. France Belg.*, 74, pp. 349-442.
- DBROUX, G. et TUFFRAU, M., 1965. — *Aspidisca orthopogon* n. sp., révision de certains mécanismes de la morphogenèse à l'aide d'une modification de la technique au Protargol. *Cah. Biol. Mar.*, 6, pp. 293-310.
- FAURÉ-FREMIET, E., 1908. — Sur le *Strobilidium gyrans*. *C.R. Assoc. Anat.*, Marseille, 1908.
- FAURÉ-FREMIET, E., 1924. — Contribution à la connaissance des Infusoires planctoniques. *Bull. biol. France Belg. (suppl.)*, 6, pp. 1-169.
- FAURÉ-FREMIET, E., 1953. — La bipartition énantiotrope chez les Ciliés Oligotriches. *Arch. Anat. Microsc.*, 42, pp. 209-225.
- FAURÉ-FREMIET, E., 1969. — Remarques sur la systématique des Ciliés Oligotrichida. *Protistologica*, 5, pp. 345-352.
- GOLD, K., 1968. — Some observations on the Biology of *Tintinnopsis* sp. *J. Protozool.*, 15, pp. 193-194.
- HONIGBERG, B.M. et al., 1964. — A revised classification of the Phylum Protozoa. *J. Protozool.*, 11, pp. 7-20.
- KAHL, A., 1932. — Urtiere oder Protozoa. I : Wimpertiere oder Ciliata (Infusoria) 3. Spirotricha, in Dahl, F. *Die Tierwelt Deutschlands*, 25, pp. 399-650.
- SCHEWIACKOFF, w., 1893. — Über die Geographische verbreitung der Süßwasser-Protozoen. *Mém. Acad. Impér. Sc. St-Petersbourg*, S. 7, 41, pp. 1-201.
- STOKES, A.C., 1887. — Notices of new fresh-water infusoria. *Proc. Am. Phil. Soc.*, 24, pp. 244-255.
- TUFFRAU, M., 1960. — Révision du genre *Euplates*, fondée sur la comparaison des structures superficielles. *Hydrobiologia*, 15, pp. 1-77.
- TUFFRAU, M., 1964. — La morphogenèse de bipartition et les structures neuromotrices dans le genre *Aspidisca* (Ciliés Hypotriches). Revue de quelques espèces. *Cah. Biol. Mar.*, 5, pp. 173-199.
- WISE, J.N., 1965. — The morphogenetic cycle in *Euplates eurystomus* and its bearing on problems of ciliate morphogenesis. *J. Protozool.*, 12, pp. 626-648.